

246 OCT 31 1919 45

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. HERTWIG und **W. von WALDEYER-HARTZ**

in Berlin

Neunundachtzigster Band

Viertes Heft

Mit 15 Tafeln und 18 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1917

Ausgegeben am 5. Februar 1917

Q. C.

Inhalt.

Abteilung I.

Seite

Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen.

Von Friedrich Meves in Kiel 249

Hierzu Tafel XII—XV.

Untersuchungen über den Bau des Glaskörpers des Menschen.

Von Albert Szent-Györgyi, Budapest. (Aus dem
I. Anatomischen Institut der Universität Budapest.
Direktor Prof. Dr. M. von Lenhossék) 324

Hierzu Tafel XVI—XX und 6 Textfiguren.

Über die Glomeruli der Vorniere von Torpedo und deren arterielle Gefäße.

Von J. Rückert, München 387

Hierzu Tafel XXI—XXIV und 11 Textfiguren.

Zur Entwicklung der Vena cardinalis posterior von Torpedo und deren Beziehungen zur Vorniere.

Von J. Rückert, München 466

Hierzu Tafel XXV und XXVI und 1 Textfigur.

Abteilung II.

Seite

Über die theoretische Fassung des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von Prof. Dr. Jan Hirschler (Lemberg-Universität) 243

Die Herren Mitarbeiter des „Archiv für mikroskopische Anatomie“ erhalten 60 Sonderabdrücke umsonst. Weitere gewünschte Exemplare werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.

Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen.

Von

Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu Tafel XII—XV.

I. Einleitung. Was sind Plastosomen?

Als ich im Jahre 1904 in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft die heute von mir als Plastosomen (früher als Chondriosomen) bezeichneten Gebilde in Pflanzenzellen (Tapetenzellen) als erster beschrieb, glaubte ich, dass es sich um neuentdeckte Zellbestandteile handle, die anfänglich in tierischen Samenzellen, besonders von A. v. Brunn, v. la Valette St. George, Benda und mir selbst aufgefunden worden seien.

Von dieser Meinung bin ich aber auf Grund weiterer Untersuchungen aus eigener Einsicht gänzlich zurückgekommen. Ich vermochte nämlich 1907, 2 festzustellen, dass die Plastokonten oder fädigen Plastosomen den „Fila“ entsprechen, welche Flemming 1876—1882 in lebenden Gewebszellen der Salamanderlarve beobachtet hat.¹⁾ Noch später gelang es mir (1910, 2) im Verein mit Samssonow (1910) die schon 1908 von mir vermutete völlige Gleichheit der Plastochondrien oder körnigen Plastosomen mit den Granulis von Altmann (1890) nachzuweisen.

Auf pflanzlichem Gebiet haben seit 1904 zahlreiche Autoren Plastosomen oder Chondriosomen beschrieben. Die Frage, ob man Gebilde, welche mit den Plastosomen identisch sind, in

¹⁾ Diese Tatsache war von vornherein keineswegs so selbstverständlich wie sie heute vielleicht erscheint, weil Flemming und die meisten Anhänger seiner Filarlehre (darunter auch ich selbst) früher der Ansicht waren, an der Retzius irrümlicherweise festhält, dass die Fäden, welche Flemming in lebenden Salamanderzellen beobachtet hat, mit den Polstrahlen der achromatischen Figur der Mitose identisch seien. Dadurch erklärt es sich, dass Flemming selbst, wie ich schon a. a. O. (1914, 2) mitgeteilt habe, in den Plastokonten, die ich ihm im Verlauf des Jahres 1899 wiederholt demonstriert habe, seine Fila von 1882 nicht wiederzuerkennen vermochte, wozu ich damals ebensowenig im Stande war.

Pflanzenzellen schon früher, vor 1904, gesehen hat, ist jedoch nur gelegentlich und kurz, zuerst von mir selbst (1908, 1, 1910, 2), dann auch (1911—1912) von anderen (Lewitsky, Pensa, Rudolph) berührt worden.

Im folgenden habe ich nun die ältere mir bekannt gewordene botanische Literatur bis 1904, welche Plastosomen betrifft oder zu betreffen scheint, zusammengestellt; es ist dies also dieselbe Literatur, welche ich bei weiter vorgeschrittener Erkenntnis schon 1904 hätte anführen können. Die Entscheidung darüber, ob es sich tatsächlich um Plastosomen handelt, habe ich in einer grösseren Anzahl von Fällen auf Grund von Nachuntersuchungen zu treffen gesucht. Meine Zusammenstellung umfasst auf Zellstrukturen bezügliche Arbeiten folgender Autoren: Strasburger, Pfeffer, Berthold, Wigand, Fr. Schwarz, Klebs, Zacharias, Zimmermann, Crato, Mikosch, Swingle, Lagerheim, Němec, Haberlandt. Von diesen habe ich 1908, 1 (S. 843) bereits Strasburger, Berthold, Zacharias, Mikosch und Němec und 1910, 2 (S. 850 Anm.) Zimmermann namhaft machen können. Auf Fr. Schwarz ist in Verbindung mit den Plastosomen zuerst von Lewitsky (1911, 1, S. 692, Anm. 2), auf Crato und Swingle von Pensa (1912, S. 618), auf Wigand von Rudolph (1912, S. 620) verwiesen worden. Weiter berichte ich über Untersuchungen, die ich ausgeführt habe, um die Beziehungen der Chloroplastenanlagen von Schimper zu den Plastosomen aufzuklären. Zum Schluss habe ich einige „allgemeine Betrachtungen“ über die Plastosomen unter spezieller Berücksichtigung der pflanzlichen Zelle gegeben.

Was sind nun zunächst überhaupt Plastosomen und woran erkennt man, dass man Plastosomen vor sich hat? Für die Beantwortung dieser Fragen kann ich der Hauptsache nach auf frühere in diesem Archiv erschienene Mitteilungen (speziell 1914, 2 und 1915, 2) verweisen. Hier sei nur kurz konstatiert, dass es sich um Körner oder Fäden spezifischer Natur handelt, welche nach meiner Auffassung wie nach derjenigen von Altmann (1890) nicht spontan in der Zelle entstehen, sondern nur wachsen und sich teilen können (vergl. Meves, 1908 und 1910, 2), also „genuine“ Bestandteile des Cytoplasmas sind und die Grundelemente desselben darstellen; weiteres über die Bedeutung siehe unten.

Vielfach sind die Plastosomen schon im lebenden Zustand deutlich zu erkennen, während sie in anderen Fällen infolge gleicher Lichtbrechung mit dem umgebenden Cytoplasma unsichtbar bleiben. Um sie in allen Fällen nachweisen und von anderen Einschlüssen des Zelleibes unterscheiden zu können, muss man künstliche Hilfsmittel anwenden. Die Methoden, welche in der tierischen Cytologie für diesen Zweck ausgebildet worden sind, findet man in dem vortrefflichen Plastosomenbericht von Duesberg (1912, S. 599 u. folg.) zusammengestellt. Bei den vorliegenden Untersuchungen an Pflanzenzellen habe ich für die Fixierung Flemmingsches Gemisch in der von mir 1908 empfohlenen Zusammensetzung¹⁾, für die Färbung vorwiegend Eisenhämatoxylin²⁾ nach M. Heidenhain, ausserdem zuweilen auch Eisenalizarin-Kristallviolett nach Benda angewandt. Die von Altmann angegebene Methode (Fixierung mit einem Gemisch von 2%iger Osmiumsäure und 5%iger Kaliumbichromatlösung zu gleichen Teilen, Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure), von der Altmann selbst (1890, S. 30) schreibt, dass sie bei Pflanzenobjekten „sehr wenig leistet“, liefert auch nach meinen Erfahrungen, wenigstens bei den höheren Pflanzen, nur selten gute Resultate; dagegen habe ich sie schon vor Jahren auf befruchtete Eizellen von *Fucus* mit Erfolg angewandt.

Dass man nicht alle Gebilde, welche sich mittels der Plastosomenmethoden darstellen lassen, für Plastosomen erklären darf, braucht wohl nicht bemerkt zu werden. Wenn die Plastosomen, wie so häufig, in Form längerer gewundener Fäden (Plastokonten) auftreten, erscheint eine Verwechselung mit anderen Zellbestandteilen von vornherein so gut wie ausgeschlossen. Dagegen gibt es Fälle in denen man Plastochondrien z. B. nicht von Sekretkügelchen unterscheiden kann, die sich in gleicher Weise wie Plastochondrien gefärbt haben. Von der Möglichkeit einer Verwechselung abgesehen sind die Plastochondrien jedenfalls in tierischen Zellen, z. B. in *Filariae*iern, mitunter sehr klein, und es scheint nicht ausgeschlossen, dass sowohl Tier- als Pflanzenzellen

¹⁾ $\frac{1}{2}$ %ige Chromsäure, welche 1% Kochsalz enthält, 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 4 ccm, Eisessig 3 Tropfen.

²⁾ Der Eisenhämatoxylinfärbung die von Rubaschkin empfohlene Vorbehandlung nach Lustgarten-Pal vorausgehen zu lassen, erwies sich mir bei den Pflanzenzellen als unnötig.

existieren, in denen sie die zur optischen Wahrnehmbarkeit notwendige Grösse nicht erreichen. Dies könnte der Grund sein, warum Strasburger (1909, S. 113) bei der Suche nach Mitochondrien in Pollenschläuchen von *Lilium Martagon* mittels meiner Methode „auch nicht das winzigste Mitochondrium zu erblicken vermocht“ hat; oder warum Scherrer (1914) die Plastosomen bei dem Lebermoos *Anthoceros* in der Scheitelzelle, den ausgewachsenen Sporenmutterzellen und den Sporen vermisste, während er sie in allen übrigen Zellen des Gameto- und Sporophyten nachweisen konnte.

II. Die ältere Literatur über die Plastosomen als Bestandteile der Protoplasmastruktur.

Schon in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts war den Untersuchern bekannt, dass die Substanz des Zellkörpers pflanzlicher Zellen häufig sehr zahlreiche kleine Körnchen enthält. Diese Körnchen sind in manchen Fällen ungleich im Cytoplasma verteilt in der Weise, dass sich eine äussere hyaline „Hautschicht“ (Pringsheim, 1854) von einer körnerhaltigen Innenschicht oder einem körnerhaltigen Innern abhebt. Man hat daraufhin ein Hyaloplasma und ein Körnerplasma (oder Polio-plasma) unterschieden. Hanstein hat es jedoch 1880 für treffender erklärt, „die Körnchen an sich der gesamten, bald mit ihnen begabten, bald ihrer ledigen Grundsubstanz gegenüberzustellen“ und vorgeschlagen, sie mit einem Ausdruck, der allgemein Annahme gefunden hat, als Kleinkörperchen oder Mikrosomen zu bezeichnen. Von Anfang an ist man sich aber wohl niemals darüber im Unklaren gewesen, dass sich unter diesen Mikrosomen Körperchen von sehr verschiedener Qualität befinden. Es unterliegt nun ferner nicht dem geringsten Zweifel, dass die von mir als Plastochondrien bezeichneten Körner einen Teil der Mikrosomen ausmachen und schon früher vielfach als Mikrosomen gesehen und beschrieben worden sind. Man hat aber bis vor kurzem nicht vermocht, die Plastochondrien zwischen den körnigen Einschlüssen metaplasmatischer Natur (Hanstein) herauszufinden, obgleich Pfeffer, wie sich im folgenden zeigen wird, schon 1886 ein Mittel gekannt hat, welches dazu geeignet ist.

Während man aber Plastochondrien jedenfalls schon vor langer Zeit gesehen, wenn auch, wie gesagt, nicht von anderen Körnchen unterschieden hat, sind Plastokonten in pflanzlichen Zellen meines Wissens erst 1884 beschrieben worden, nachdem Flemming ihr Vorkommen in tierischen Zellen schon 1876—1882 festgestellt hatte. Strasburger erwähnt 1884, S. 53 (in der ersten Auflage seines botanischen Practicums) bei der Schilderung der Protoplasmaströmung in den Haaren der sogenannten Springgurke, *Momordica elaterium*, dass man ausser den freien, in dem Strome fortschreitenden Mikrosomen, bei hinreichend starker Vergrösserung, in vielen Zellen auch noch dünne, lange Fäden wahrnehmen könne, welche dem Strom, wenn sie in der Längsrichtung desselben gelagert sind, ein longitudinal gestreiftes Aussehen verleihen. Strasburger erklärt nun allerdings diese Fäden für „Mikrosomenreihen, welche, so vereint, schwächer lichtbrechend als vereinzelte Mikrosomen erscheinen“. „So eine Mikrosomenreihe“, sagt er, „wird oft durch den Strom schlangenförmig hin und her gekrümmt, auch wohl durchrissen, während sich einzelne Mikrosomen von ihren Enden ablösen.“ Eine Nachuntersuchung hat mir jedoch gezeigt, dass es sich bei den in den Haaren von *Momordica* vorkommenden Fäden um Plastokonten handelt, d. h. also um Fäden, welche nicht etwa perlschnurförmig, sondern in ganzer Länge gleich dick sind. Als solche sind sie auch schon von Zimmermann (1893, S. 215), dem die Beobachtung von Strasburger unbekannt geblieben ist, beschrieben und abgebildet worden.

Pfeffer hat 1886 durch Methylviolett in zahlreichen Fällen eine Färbung des lebenden Protoplasmas erzielt.

Ein ausgezeichnetes Versuchsobjekt sind die Wurzelhaare von *Trianea bogotensis*, deren Protoplasma nach kurzer Einwirkung verdünnter Lösung des genannten Farbstoffes schön violett wird. Schöne Plasmafärbung beobachtete Pfeffer ferner in den Wurzelhaaren der Keimpflanzen von *Cucurbita pepo* und *Triticum vulgare*, sowie in den Hyphen von *Saprolegnia ferax*, in denen sämtlich die Strömung des Protoplasmas das Fortbestehen des Lebens zu kontrollieren gestattete. Solche Kontrolle geht den Wurzelhaaren der Keimpflanzen von *Ricinus* sowie den Rhizoiden des Prothalliums von *Ceratopteris thalictroides* und der Brutknospe von *Marchantia polymorpha* ab, in welchem gleichfalls das lebendige Protoplasma sich schön mit Methylviolett tingiert.

Schwach oder unsicher ist dagegen die Färbung in Haube und Epidermis der Wurzeln von *Trianea*, *Lemna minor*, *Azolla caroliniana* sowie

in *Spirogyra communis*. Auch in den Drüsenhaaren von *Primula sinensis* und in den Haaren von *Momordica elaterium* konnte Pfeffer eine entschiedene Färbung des lebenden Protoplasmas durch Methylviolett nicht beobachten; ebensowenig an einem frei präparierten Vegetationspunkt von *Elodea canadensis*, „in welchem die Zellen des Urmeristems bekanntlich einen relativ massigen Plasmakörper enthalten“.

Wo das Protoplasma sich färbte, tat es dies nun nicht gleichmässig, sondern „es waren körnige oder vakuolenähnliche Massen, welche das Methylviolett speicherten, während das Hyaloplasma, d. h. die homogenere Masse des Protoplasmakörpers, eine merkliche Färbung nicht zeigte“.

„Hinsichtlich der sich färbenden Massen lässt aber schon die Erfahrung an nur wenigen Pflanzen spezifische Verschiedenheiten erkennen.“

„In den Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* färben sich tief violett die Mikrosomen, während eine viel geringere, zum Teil sogar schwache Färbung grössere Massen annehmen, welche präformiert im Plasma vorhanden sind und als Grana bezeichnet werden mögen. In *Saprolegnia ferax* erscheinen die verhältnismässig grossen glänzenden Mikrosomen ungefärbt, wohl aber färben sich kleine Vakuolen im Protoplasma.“ In den Haaren von *Momordica* und in dem Urparenchym des Stengels von *Elodea canadensis* kommt, wie bemerkt, eine sichere Färbung durch Methylviolett nicht zustande und so sind auch die verhältnismässig grossen und zahlreichen Mikrosomen bei *Momordica* ungefärbt, oder wie es Pfeffer manchmal schien, doch nur minimal gefärbt. In den Wurzelhaaren der Keimpflanze von *Cucurbita pepo* und in den Rhizoiden der Brustknospen von *Marchantia polymorpha* scheinen, nach beiläufigen Beobachtungen Pfeffers, nur die Mikrosomen zu speichern. In *Chondrioderma difforme* sah Pfeffer „ausser einer Anzahl zweifelloser Fremdkörper, auch einzelne Körnchen gefärbt, die wohl den Mikrosomen gleichwertig sein mögen, und ausserdem hatten vereinzelte kleine Vakuolen etwas Methylviolett gespeichert“.

Pfeffer kommt nun (S. 252) auf Grund seiner Beobachtungen zu folgendem Resultat: „In jedem Fall kennzeichnet die Färbung besondere Qualitäten der den Farbstoff aufnehmenden Körperteile, mag nun die Ursache des besonderen Verhaltens in den färbenden Teilen allein oder in ihrer Umgebung begründet sein. So geht aus dem Mitgeteilten z. B. hervor, dass die Mikrosomen verschiedener Pflanzen nicht identische Qualität besitzen, und auch in derselben Pflanze verhalten sich nach einigen Erfahrungen die unter dem Namen Mikrosomen zusammengefassten stark lichtbrechenden Körnchen nicht gleich gegen Farbstoffe. Es eröffnet sich somit die Aussicht, mittels Methylvioletts und anderer Farbstoffe in Strukturverhältnisse und Eigenschaften des

lebenden Protoplasmakörpers nach verschiedenen Richtungen hin tiefer eindringen zu können.“

Es war nun von vornherein anzunehmen, dass die Mikrosomen, welche Pfeffer durch Methylviolett vital gefärbt hat, im wesentlichen Plastochondrien sind. v. la Valette St. George hat nämlich schon in den Jahren 1885 und 1886 *Dahlia*, einen dem Methylviolett nahe verwandten Farbstoff, zur Lebendfärbung von Plastosomen benutzt. Die gleiche Methode haben später Prenant (1888), Pictet (1891), Henneguy (1896), Fauré-Fremiet (1910) u. a. angewandt. Auch Methylviolett ist in der tierischen Cytologie neuerdings mehrfach, z. B. von Renault (1911), für denselben Zweck gebraucht worden.

Die Vermutung, dass Pfeffer Plastochondrien vor sich gehabt hat, habe ich schon 1908, 1 (S. 843) geäußert und nunmehr bei einer Nachprüfung, die ich an einigen der Pfefferschen Objekte vorgenommen habe, bestätigt gefunden. Fig. 6 zeigt den basalen Teil eines Wurzelhaares von *Trianea*, wie er sich nach Fixierung mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin darstellt. Man sieht das Cytoplasma von zahlreichen kleinen, intensiv schwarz gefärbten Körnchen und kurzen Stäbchen, den Mikrosomen Pfeffers, durchsetzt; daneben sind in viel geringerer Zahl grössere Kügelchen vorhanden, welche augenscheinlich den Grana Pfeffers entsprechen, durch das Eisenhämatoxylin ebenfalls intensiv schwarz gefärbt werden und den Farbstoff bei stärkerer Differenzierung sogar noch länger als die kleinen Körnchen und kurzen Stäbchen festhalten. Die Körnchen und Stäbchen sind nun zweifellos plastosomatischer Natur, wie auch durch ihre später bei *Hydrocharis* zu beschreibende Entstehung (aus Plastokonten) bewiesen wird, welche für *Trianea* in gleicher Weise zutrifft. Die Grana dagegen, welche nach Pfeffer bei Vitalfärbung mit Methylviolett eine viel geringere, zum Teil sogar schwache Färbung annehmen, überschreiten erheblich die Grösse, welche Plastochondrien zu erreichen pflegen; über ihre Bedeutung vermag ich nichts Bestimmtes auszusagen; vielleicht handelt es sich um Stärkebildner oder Leukoplasten (vgl. Strasburger 1902, S. 123).

Wenn Pfeffer bei der Wurzel von *Trianea* durch Methylviolett an den Haaren eine starke Färbung, an Haube und Epidermis dagegen nur eine schwache erhalten hat, so kommt dies

wahrscheinlich daher, dass nicht nur die Dicke des plasmatischen Wandbelegs, sondern auch die Anzahl der Plastosomen in den Zellen von Haube und Epidermis geringer ist als in den Wurzelhaaren. Auffällig ist es dagegen, dass nach Pfeffer „die in *Trianea* sich intensiv färbenden Mikrosomen“ in den Haaren von *Momordica*, in den Zellen des Vegetationspunktes von *Elodea* und in den Hyphen von *Saprolegnia* Methylviolett nur in sehr geringem Grade oder überhaupt nicht zu speichern vermögen. Wie ich mich überzeugt habe, enthalten die Zellen des Vegetationskegels bei *Elodea* wie bei allen übrigen untersuchten Pflanzen reichliche Plastosomen; in den Haaren von *Momordica* und im Plasmakörper einer *Saprolegnia* fand ich sie ebenfalls in grosser Zahl. Das Zustandekommen der Methylviolett-färbung bei den genannten Pflanzen könnte entweder durch äussere Umstände wie Undurchlässigkeit der Zellwandung oder auch durch „spezifische Differenzen“ (Pfeffer, S. 273) der darzustellenden Elemente verhindert werden.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass ein anderer Anilinfarbstoff, Methylenblau, nach den Feststellungen Pfeffers schnell in den Protoplasmakörper eindringt und bis zum Zellsaft gelangt, in welchem er gespeichert wird, dass er aber das lebende Protoplasma nicht zu färben vermag. Daraus ergibt sich ebenfalls (siehe ausserdem Meves 1915, 2, S. 295), dass der Anspruch von Arnold, welcher Chondriosomen oder Plastosomen durch Methylenblau (oder Neutralrot) vital gefärbt haben will, unberechtigt ist. Die Chondriosomen oder Plastosomen lassen sich nicht in vivo durch Methylenblau oder Neutralrot tingieren. Die Körner und körnigen Fädchen, welche Arnold bei dieser Behandlung erhalten hat, sind zum Teil Farbniederschläge (Meves 1915, 2 u. a. a. O.). Diejenigen aber, welche als vital präformiert anerkannt werden müssen, sind weit davon entfernt, einheitlicher Natur zu sein. Die Plasmosomen Arnolds stellen nach meiner Überzeugung eine Kollektion heterogener Dinge dar, welche der Mehrzahl nach Kunstprodukte sind. Der Beweis, dass sich unter den Plasmosomen irgendwelche Chondriosomen oder Plastosomen befinden, soll noch erst erbracht werden.

Es ist also falsch, die Chondriosomen oder Plastosomen, wie es von Retzius, Held, C. Rabl¹⁾, O. Schultze geschieht,

¹⁾ C. Rabl (1915) setzt ausserdem die Chondriosomen oder Plastosomen den „Mikrosomen“ Hansteins gleich, wie van Beneden es 1883

als „Plasmosomen“ anzusprechen. Arnold hat anfänglich selbst in Abrede gestellt, dass seine Plasmosomen mit den Altmannschen Granulis identisch sind. Benda, der zuerst die Identität der „Mitochondrien“ mit den „Plasmosomen“ annahm, an welche ich selbst (1908, S. 847) vorübergehend (bis 1910, 2) geglaubt habe, hat sie neuerdings (1914) ebenfalls fallen lassen.

Diejenigen Autoren, welche in Zukunft den Ausdruck Plasmosomen für die von mir als Chondriosomen oder Plastosomen bezeichneten Gebilde gebrauchen wollen, werden also nicht umhin können, zunächst einmal den Nachweis zu versuchen, dass sie dazu berechtigt sind.

In demselben Jahre (1886) wie die Untersuchungen Pfeffers erschienen Bertholds Studien über Protoplasma mechanik, in welchen ein Abschnitt dem feineren Bau des Zellkörpers gewidmet ist.

Berthold führt darin aus, dass zuerst Frommann und Heitzmann von zoologischer, dann später hauptsächlich Strasburger und Schmitz von botanischer Seite die Ansicht vertreten hätten, dass die Grundmasse des Protoplasmas einen netzförmigen (gerüsthörmigen) Bau besitze. Gegen diese Auffassung sei Flemming mit aller Entschiedenheit aufgetreten. Flemming, sagt Berthold, „untersuchte verschiedene Objekte, teils lebend, teils nach sorgfältiger Konservierung mit verschiedenen Reagentien, wobei alle Vorsichtsmaßnahmen beobachtet wurden, welche die wissenschaftliche Kritik gerade bei diesen Fragen unbedingt verlangen muss. Flemming konnte auf diese Weise nur das Vorkommen von fädigen Differenzierungen in der Grundmasse des Plasmakörpers, von nach den Einzelfällen verschiedener Gestalt und Ausbildung konstatieren. Einen netzförmigen Zusammenhang dieser Fäden hält er nur bei manchen Objekten für möglich, aber nie mit Sicherheit nachgewiesen.“

„Nach den von mir erhaltenen Resultaten“, fährt Berthold fort, „kann ich mich der Auffassung Flemmings nur anschließen.“

„Schon vor einigen Jahren habe ich Bildungen in der farblosen Grundmasse des Protoplasmas von Bryopsis beschrieben, welche den von Flemming gefundenen Differenzierungen durchaus zu vergleichen sind.“

„Im plasmatischen Wandbeleg ausserhalb der von den Chlorophyllkörpern eingenommenen Schicht liegen massenhaft glänzende, homogene Fädchen von verschiedener Länge und mit torulösen Auftreibungen versehen. Zuweilen erscheinen sie in der Flächenansicht auch als runde Tröpfchen.

mit den Plastochondrien des *Ascariseies* getan hatte. Dies ist deshalb nicht zulässig, weil, wie ich oben bemerkt habe und wie in der Botanik allgemein feststeht, Hanstein unter dem Namen Mikrosomen die verschiedenartigsten „Kleinkörperchen“ vereinigt hat.

In radialer Richtung sind sie stark abgeplattet. Sie wechseln langsam ihre Lage, zerfallen gelegentlich und verschmelzen auch wohl miteinander. Bei Eingriffen erwiesen sie sich als sehr unbeständig, sie verquellen sofort, es treten Vakuolen in ihnen auf, die sich vergrößernd der gesamten Grundmasse des Plasma eine anscheinend netzförmige Struktur verleihen. Ziemlich gut kann man sie aber mit Osmiumsäure, Jod in Meerwasser, Sublimat konservieren.“

„Wiederholte Untersuchung des lebenden Objektes im Frühjahr 1884 gab mir volle Bestätigung der früheren Befunde.“

„Saprolegnien sollen nach Schmitz sehr schön die netzförmige Struktur des Plasmakörpers zeigen. Ich finde auch hier nur stark lichtbrechende Kügelchen in grosser Menge und gestreckte etwas torulöse Fädchen, die wie bei Bryopsis besonders schön und deutlich an den Stellen zu erkennen sind, wo der plasmatische Wandbeleg nur geringe Dicke besitzt. Auch hier quellen sie bei Knickungen und Verletzungen der Fäden auf, sind mit Jodlösung koagulierbar und färben sich mit derselben braun unter geringer Schrumpfung. Ebenso zeigten mir *Vaucheria geminata* und andere *Vaucherien* im Plasma ganz entsprechende torulöse Fädchen. Auch hier zeigen sie zitternde Bewegungen, verbiegen sich und glitschen langsam hin und her wie in geringerem Maße auch die umliegenden Chlorophyllkörner und Zellkerne. Oft zerfallen sie oder verschmelzen stellenweise miteinander, nehmen auch für einige Zeit Tropfenform an, um sich bald darauf wieder auszuziehen.“

„Auch in den älteren Gliederzellen von *Callithamnion corymbosum* und von *Ceramium*-Arten fand ich neben einfachen Kügelchen solche fädige Bildungen in der plasmatischen Grundmasse vor . . .“

„Ferner fand ich noch in den Plasmakörpern mancher Haarzellen fadenförmige Differenzierungen, bei denen indessen nur zum Teil scharfe Konturen nachweisbar waren. So stellenweise gut erkennbar bei *Urtica*, *Goldfussia glomerata*, *Thladiantha dubia*. Ihre Längsrichtung fällt mit der Richtung der Protoplasmaströmung zusammen. Daneben finden sich in grosser Menge jene kleinen Kügelchen und Körnchen, welche fast immer aufzutreten scheinen und die ich z. B. in den Blattzellen von *Valisneria*, in *Cucurbita* und *Tradescantia*-Haaren nur allein auffinden konnte.“

Berthold fasst seine Beobachtungen (S. 63) dahin zusammen, „dass der nach Abzug der Chlorophyllkörper, Kerne, Öl und Harztropfen usw. übrigbleibenden Grundmasse noch kleine Tröpfchen, Körnchen oder Fädchen meist unbekannter Natur und Funktion eingelagert sind.“ „Alle diese Bildungen“, sagt er, „werden nach dem Vorgange von Hanstein vielfach unter der Bezeichnung Mikrosomen zusammengefasst. Es dürfte aber vielleicht besser sein, dieses zusammenfassende Fremdwort zu vermeiden. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass sie je nach den Einzelfällen von sehr verschiedener Natur und Zusammensetzung sind, wenn darüber auch nichts Sicheres bekannt ist und wenig

Aussicht vorliegt, dass wir sobald etwas Sicheres darüber erfahren werden. Es mögen in vielen Fällen kristallinische oder amorphe feste Ausscheidungen organischer oder unorganischer Natur sein, in anderen wieder tropfenförmige Ausscheidungen unbekannter Gemische. Bei der Anwendung des Wortes „Mikrosomen“ liegt aber die Gefahr zu nahe, alle diese Bildungen für substantiell gleichartig, homolog zu halten, wie Kerne, Chlorophyllkörper usw., wie die Erfahrung der letzten Jahre zur Genüge gezeigt hat.“

Berthold ist demnach weit davon entfernt, die Körner und Fäden, welche er in den verschiedenen Zellarten beobachtet hat, für identische Bildungen zu erklären. In der Tat war er bei der von ihm in erster Linie angewandten Untersuchung von lebendem Material nicht im Stande, zwischen den verschiedenartigen farblosen Körnern, welche im Cytoplasma vorkommen können, irgend welche sicheren Unterscheidungen zu treffen. Bei einer Nachprüfung, welche ich an einem Teil der von Berthold studierten Objekte, nämlich an *Saprolegnia*, *Vaucheria*, *Bryopsis*, zwei *Ceramium*-arten (aus dem Kieler Hafen), *Urtica*- und *Tradescantia*-Haaren mit Hilfe der Plastosomenmethoden vorgenommen habe, bin ich nun aber zu dem Ergebnis gekommen, dass die Körner und Fäden, welche er bei den genannten Pflanzen beschrieben hat, anscheinend sämtlich, mit einer Ausnahme, Plastosomen sind. Die Ausnahme betrifft das letztgenannte Objekt: die jedem Botaniker bekannten „Mikrosomen“ in den Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* sind nach dem Resultat meiner Untersuchung nur zum Teil Plastochondrien; zum anderen Teil sind es gleichgrosse Körnchen, die sich mit Osmiumsäure bräunen und durch die Plastosomenmethoden nicht gefärbt werden; möglicherweise handelt es sich um winzige Gerbstofftröpfchen. Neben den letzteren und den Plastochondrien kommen in den Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia* mitunter auch noch grössere, stark lichtbrechende, durch Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Kügelchen vor, welche nach Strasburger (1902, S. 117) Stärkebildner oder Leukoplasten darstellen.

Wigand (1887) berichtet über das Vorkommen von plasmatischen Gebilden („Plastiden“) innerhalb geschlossener und lebendiger Gewebszellen (teils in Luft- und Wurzelhaaren, teils

in Epidermis- und Parenchymzellen) und zugleich von so auffallender Ähnlichkeit mit Bakterien, dass es vielleicht als ein übertriebener Rigorismus erscheinen werde, wenn er fast nur wegen gewisser eigentümlicher Beziehungen zu Kristallbildungen davon absehe, geradezu von wahren Bakterien zu sprechen.

In den meisten Fällen, besonders bei den Gesneriaceen, Acanthaceen und Labiaten sowie bei den Wasserpflanzen handelt es sich um Stäbchen; solche hat Wigand bei ca. 70 Pflanzenarten (bzw. Gattungen) nur etwa zehnmal (bei *Azalea pontica*, *Urtica dioica*, *Salpiglossis*, *Verbascum*, *Veronica*, *Begonia hybrida*, *Heterotrichum macrodon* (Melanostomaceae), unter den Labiaten nur bei *Lavendula officinalis*, *Ajuga reptans*, *Scutellaria Mociniana*) vermisst. Und obgleich er bei der Mehrzahl der Pflanzen nur die Haare in Betracht gezogen hat, so wird man doch, wie er sagt, in Anbetracht dessen, dass überall, wo von jenen Pflanzen auch die Epidermis und das Rinden- und Markparenchym untersucht wurde, dieselben sich in gleicher Weise wie die Haare verhielten, annehmen dürfen, dass die genannten Plastiden fast den ganzen Pflanzenkörper bevölkern mögen.

Mit Bakterien haben die in Rede stehenden Gebilde Gestalt, Entwicklung, Bewegung, Chemismus und Vermehrungsfähigkeit gemeinsam, weichen aber von diesen dadurch ab, dass sie durch Mineralsäuren (Salzsäure) aufgelöst werden, vor allem aber dadurch, dass sie in einer gewissen Generation zu längeren Stäbchen, auswachsen und hiermit ihre Teilungsfähigkeit verlieren.

Während die gewöhnlichen Bakterien ferner isotrop sind, erweist sich ein Teil der Stäbchen in jeder Zelle, besonders diejenigen, welche schon im gewöhnlichen Licht durch scharfe Zeichnung und Lichtstärke ausgezeichnet sind, als anisotrop; ein anderer Teil, und zwar vorzugsweise die weich und zart erscheinenden Stäbchen, sind dagegen ebenfalls isotrop. Das isotrope Verhalten ist nach Wigand der primäre, das anisotrope der sekundäre Zustand: die Anisotropie kommt dadurch zustande, dass der Körper der Plastiden sich mit einer mineralischen Substanz inkrustiert.

Meines Erachtens kann es nun kaum einem Zweifel unterliegen, dass Wigand in zahlreichen Fällen unsere Chondriosomen oder Plastosomen vor sich gehabt, ebensowenig aber, dass er sie mit Dingen zusammengeworfen hat, die nicht hierher gehören. Wenn er unter den von ihm beobachteten Formen neben mikrokokkus-artigen Körnchen, kürzeren und längeren Stäben und dünnen langen leptothrix-artigen Fäden auch tafel- und schiffchenförmige Gebilde aufzählt, so erwecken letztere schon durch ihre Gestalt den Verdacht, dass sie anderer als plastosomatischer Natur gewesen sind.

Es würde aber allerdings entschieden gegen meine Annahme einer teilweisen Identität der „Kristallplastiden“ mit Plastosomen sprechen, wenn die Angabe Wigands (S. 54) zutreffend wäre,

dass die von ihm beobachteten Gebilde durch konzentrierte Essigsäure gar nicht oder nur langsam angegriffen werden.

Im übrigen aber haben die Plastosomen mit Bakterien in der Tat vielfach eine überraschende Ähnlichkeit, und zwar nicht nur am lebenden, sondern auch an dem in geeigneter Weise fixierten und gefärbten Objekt. Ich habe mehrfach die Erfahrung gemacht, dass jemand, der zum erstenmal scharf gefärbte Plastosomen gezeigt bekommt, nachdem er früher nur Präparate gesehen hatte, die unter Anwendung der üblichen plastosomenzerstörenden Fixierungsmittel hergestellt waren, zunächst geneigt ist, an eine Invasion von Bakterien oder auch von Pilzfäden zu glauben. Altmann (1890) hat seine Granula ebenfalls mit Bakterien verglichen; er meint sogar, dass abgesehen von der äusseren Ähnlichkeit noch sonst mancherlei Umstände dafür sprächen, dass „Mikroorganismen und Granula einander gleichwertig“ seien, und fasst sie daher unter dem gemeinsamen Namen Bioplasten zusammen. Swingle (1898) und Lagerheim (1899) haben Gebilde, die wahrscheinlich mit Plastokonten identisch sind, als Endoparasiten („Vibrioiden“) beschrieben. Als Němec (1901, 1) an dünnen Querschnitten der Zwiebelwurzel seine „Fibrillen“, die nichts anderes als Plastokonten sind, zum erstenmal vor sich sah, kam ihm zunächst der Gedanke, dass es sich vielleicht um ein „parasitisches Mycelium“ handle, „das die Wurzelspitze durchwuchert und aus einer Zelle in die andere wächst“. Maximow (1913, S. 246) wurde durch das Bild, welches die Plastosomen oder Chondriosomen im strömenden Protoplasma des Kürbishaares darboten, an bewegliche Bazillen und Spirillen erinnert, „nur dass die Bewegung der Chondriosomen“, wie er sagt, „hier natürlich nicht aktiv ist, da sie vom Plasma einfach fortgeschwemmt werden.“

Wenn Wigand (S. 56) schreibt, dass die Stäbchen aus Plasmakörnchen ihre Entstehung nehmen, so würde man dies auf ein Auswachsen oder eine Aneinanderreihung von Plastochondrien zu Plastokonten beziehen können. Bedenklich wird die Sache aber, wenn er (S. 57) angibt, man könne eine Umformung des Protoplasmas in Plastiden auch künstlich herbeiführen und zwar zunächst schon bei gewöhnlicher Temperatur durch blosse Mazeration. Weiter glaubt Wigand sogar konstatieren zu können (S. 60), dass die Stäbchen, gegliederten Fäden und feinen langen ungegliederten leptothrix-artigen Fäden, welche mitunter an der Aussenwand der Wurzelhaare von *Trianea* und *Hydrocharis* mit ihren Enden senkrecht angeheftet sind, bezüglich der Dicke, Homogenität und Lichtbrechung mit den gleichzeitig im Inneren

der Zellen vorkommenden Stäbchen und Fäden vollkommen übereinstimmen; er nimmt an, dass diese an der Aussenwand noch ansitzenden und weiterhin die frei umherliegenden Stäbchen und Fäden gleichfalls aus dem inneren Bildungsherd herrühren und von innen nach aussen sich durch die Zellwand hindurchgebohrt haben.

Diesen Ansichten über „Plasma-Anamorphose“ („Umformung gegebener Strukturelemente des Protoplasmas zu morphologisch und physiologisch selbständigen Einheiten“), welche schon früher (1884) von Wigand geäußert waren, hat de Bary (1885) die scharfe Zurückweisung, welche sie verdienen, zuteil werden lassen. Wenn de Bary (S. 39) jedoch die „schmalen Stäbchen“ in den Blattzellen von *Trianea* bloss wegen ihrer Löslichkeit in Salzsäure für Kristalle von oxalsaurem Kalk erklärt, so wird man dieses Urteil mit Wigand allerdings als ungerechtfertigt bezeichnen müssen.

Fr. Schwarz ist 1887 in seinem Buch „Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas“ zu der Auffassung gekommen, dass zwischen den Plasmasträngen, welche den Zellraum durchsetzen, und den Plasmafäden, wie sie z. B. Berthold bei *Bryopsis* beschreibt, ein prinzipieller Unterschied nicht vorhanden sei; er glaubt bei verschiedenen Pflanzen Übergänge zu finden, welche diese Strang- und Fadenbildungen miteinander verbinden. Beide, Stränge und Fäden, sind nach ihm nicht präformiert vorhanden, sondern entstehen aus dem Cytoplasma durch Umbildung eines Teiles desselben.

Schwarz teilt folgende Beobachtungen mit: „Bei einer sehr grosszelligen *Spirogyra* waren die inneren Schichten des Cytoplasmas ausgekleidet mit sehr zahlreichen feinen Fäden, die man erst bei Anwendung guter starker Objektive deutlich sehen konnte Man erkennt diese Fäden dadurch leichter, dass die zahlreichen Mikrosomen sich in ihnen fortbewegen und die Fäden selbst häufig eine hin und her schwingende oder schlängelnde Bewegung zeigen. Die Fäden gehen über die Aussenseite der Chlorophyllkörper hinweg; wie man aber an den chlorophyllfreien Stellen beobachten kann, ragen sie vielfach in den Zellsaft hinein, bilden Schlingen- und Fadenwerke, welche direkt vom Zellsaft umspült werden, ohne dass sie denselben durchsetzen.“

Diese Fadenwerke bei *Spirogyra* werden von Schwarz mit denjenigen in Parallele gestellt, welche Berthold in der farblosen Grundmasse von *Bryopsis* beobachtet hat.

„Etwas Ähnliches“ konnte Schwarz an Blättern von *Mnium undulatum* wahrnehmen, welche er im September untersuchte. „Zahlreiche, feine, perlschnurartige Stränge erfüllen die ganze Zelle. Obwohl sie hier und da miteinander zusammenhängen, so verlaufen sie doch im wesentlichen parallel und zwar zumeist in der Richtung der Zellen, welche auf dem Mittelnerv ungefähr senkrecht steht. In der Regel trifft dieses zusammen

mit der Längsachse der Zellen. Die Stränge verlaufen innerhalb der Chlorophyllkörper und bedecken dieselben nur an ihrer zentralen Seite, man sieht sie daher auch am besten bei Wandstellung der Chlorophyllkörper. Diese Cytoplasmafäden sind hier feine Stränge, welche durch den Zellsaft, aber dem Wandbeleg anliegend, verlaufen. Ihr charakteristisches Aussehen erhalten sie durch die mit grosser Regelmässigkeit verteilten Mikrosomen, welche in diesem Fall nur kleine Fettröpfchen sind. Die Stränge sind überall gleich breit und ebenso die Körnchen gleich gross.“ Die Körnchen schwingen in der Längsrichtung der Fäden hin und her.

Die beschriebenen Fäden sind „sehr empfindlich gegen nachteilige Einflüsse“ (längeres Verweilen im Wasser, Sauerstoffabschluss in Olivenöl) und gegen Reagentien.

Den Fadenwerken von *Mnium* zunächst stehen nach Schwarz diejenigen, welche er in den Zellen junger unreifer Cotyledonen von *Ricinus sanguineus* beobachten konnte; sie bilden den Übergang zu den „Cytoplasmasträngen“ (Wurzelspitze von *Pisum sativum*, *Tradescantia*haare).

Muss nun auch die Anschauung von Schwarz, nach welcher zwischen Plasmafäden und Plasmasträngen im obigen Sinne kein Unterschied sein soll, als „durchaus unzulässig“ bezeichnet werden (vgl. Zacharias, Bot. Ztg., Jahrg. 46, 1888, Spalte 75), so möchte ich doch andererseits bestimmt annehmen, dass Schwarz, wenigstens in den Zellen von *Mnium*blättern, Fäden nach Art derjenigen, wie sie nach Berthold bei *Bryopsis* vorkommen, das heisst also Plastokonten, vor sich gehabt hat. Bei einer Nachuntersuchung habe ich solche hier leicht nachweisen können. Sie sind allerdings nicht „perlschnurförmig“, wie Schwarz sie beschreibt und abbildet (das von Schwarz beobachtete „perlschnurförmige“ Aussehen dürfte durch irgend eine Schädigung zustande gekommen sein), sondern in ganzer Länge gleichmässig dick. Ferner verlaufen sie nicht, wie Schwarz angibt, frei „durch den Zellsaft“, sondern, wo dies der Fall zu sein scheint, erstrecken sie sich in dünne Scheidewände zwischen Zellsaftvakuolen hinein, welche dann den Innenraum der Zelle in der Mehrzahl erfüllen.

Von den Blattzellen einer anderen Moosart, *Funaria hygrometrica*, hat G. Klebs (1888, S. 558) beschrieben, dass sie „eine eigenartige Struktur des Protoplasmas besitzen, insofern stark lichtbrechende, in verschiedener Weise hin und her gebogene Plasmastränge den Zellsaft durchziehen, welche von den gewöhnlichen Plasmafäden wohl zu unterscheiden sind; sie bilden manchmal einen verwickelten Knäuel“.

Diese „Plasmastränge“ von Klebs dürften mit den „perlschnurartigen Strängen“, welche Schwarz bei *Mnium* gefunden hat, und also ebenfalls mit Plastokonten, identisch sein.

Ich merke schliesslich noch an, dass in neuerer Zeit in den Blattzellen verschiedener Moosarten von Senn (1908), Knoll (1908), Linsbauer und Abranovicz (1909) und zuletzt von Boresch (1914) Fadengebilde beobachtet, aber nicht auf ihre Beziehung zu Chondriokonten oder Plastokonten untersucht worden sind.

Nach Zacharias (1888) schwimmen im strömenden Plasma der Wurzelhaare von *Chara* 1. zahlreiche, längliche, blasse Körper differenter Gestalt und Grösse, ausserdem werden 2. kleinere glänzendere Körperchen, meist Bakterienstäbchen vergleichbar, und 3. vereinzelt grössere Körper verschiedener Art mitgeführt. Das in relativer Ruhe befindliche Plasma der Schlauchspitze enthält dieselben Körper wie das strömende.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Chara* findet man nach Zacharias im strömenden Plasma der Wurzelhaare von *Hydrocharis morsus ranae*. „Den sub 1 für *Chara* beschriebenen Körpern entsprechen hier blasse, sich mannigfach schlängelnde Fäden, welche in einer homogenen Grundmasse dahingleiten, bald dicker, bald dünner werdend, und dabei oft in kürzere Stücke zerreissend. Fasst man ganz junge, noch kurze Wurzelhaare ins Auge . . . , so sieht man im Plasma die Fäden mannigfach anastomosierend dahinziehen, wobei einzelne Anastomosen zerreißen, andere sich neu bilden, das Ganze überhaupt fortgesetztem Formwechsel unterworfen ist.“ „Dementsprechend“, fährt Zacharias fort, „sah ich im Wandbeleg von *Spirogyren*zellen ausser feinen Körnchen ein blasses Fadenwerk, welches seine Anordnung beständig änderte“.

Nach Zacharias sind ähnliche Beobachtungen für Pflanzenzellen von Strasburger, Pfeffer und Berthold veröffentlicht worden. Die länglichen blassen Körper von *Chara* scheinen ihm den Grana Pfeffers bei *Trianea* zu entsprechen, die kleineren Körper von *Chara* den Mikrosomen. „Den blassen Körpern und Granis werden des weiteren die Fäden bei *Hydrocharis*, *Spirogyra*, *Bryopsis* usw. an die Seite zu stellen sein, und desgleichen, wie schon Berthold hervorhebt, die von Flemming und anderen für tierische Zellen beschriebenen Fäden im Plasma derselben.“

Von den Objekten, bei denen Zacharias den Bau des Protoplasmas studiert hat, habe ich die Wurzelhaare von *Hydrocharis* nachuntersucht und bin dabei auch auf ihre Entwicklung eingegangen.

Die Zellen, welche bestimmt sind, zu Wurzelhaaren auszuwachsen, lassen sich in akropetaler Richtung bis ganz nahe an den Wurzelspitzen heran verfolgen. Sie sind hier an Grösse von den benachbarten Zellen des Dermatogens noch wenig unterschieden, lassen sich aber sehr leicht daran erkennen, dass sie ein reichliches Cytoplasma besitzen, welches eine Anzahl kleiner Vakuolen und daneben sehr zahlreiche Plastosomen in Form von Körnern und kurzen Stäben einschliesst (Fig. 1, linke Zelle). In den übrigen Dermatogenzellen dagegen ist das Cytoplasma infolge des Vorhandenseins von einer oder zwei grossen Zellsaftvakuolen auf einen dünnen Wandbeleg und eine den Kern umgebende Ansammlung beschränkt (Fig. 1, rechte Zelle).

Die wurzelhaarbildenden Zellen beginnen nun, noch unter der Wurzelhaube, stark heranzuwachsen (Fig. 2, 3), wobei sie sich anfangs ausser in die Breite ausschliesslich in die Tiefe ausdehnen. Die Vakuolen bleiben zunächst klein, nehmen aber erheblich an Zahl zu; in jeder von ihnen tritt eine sternförmige, durch Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Kristallbildung auf. Die Plastosomen vermehren sich gleichfalls stark, bewahren aber im übrigen im grossen und ganzen bis etwas über das Stadium der Fig. 3 hinaus ihr ursprüngliches Aussehen.

Indem die Zellen nun weiter über die Wurzeloberfläche hervorstechen, fangen die Zellsaftvakuolen an sich zu vergrössern und immer mehr zusammenzufliesen; aus den trennenden Plasmalamellen werden auf diese Weise rings von Zellsaft umspülte Plasmabalken (Fig. 4, 5).

Die Plastosomen gestalten sich von dem genannten Zeitpunkt an zu den von Zacharias beschriebenen feinen Fäden um; die anastomotischen Verbindungen derselben, welche Zacharias in ganz jungen Wurzelhaaren während des Lebens beobachtet haben will, sind aber wohl vorgetäuscht gewesen.

Gleichzeitig treten im Cytoplasma grössere Kugeln auf, die mit den Granis von Pfeffer bei *Trianea* identisch sind.

In älteren Wurzelhaaren von *Hydrocharis* bildet das Cytoplasma ebenso wie bei *Trianea* (Fig. 6) an der Basis eine grössere

Ansammlung, in welcher der Kern liegt und im übrigen einen dünnen (am fortwachsenden Ende des Zellschlauchs noch wieder stark verdickten) Wandbeleg. Auch die Plastosomen bieten dasselbe Bild wie bei *Trianea*: die feinen plastosomatischen Fäden der Fig. 4 und 5 haben sich in kurze Stäbe und Körner zerlegt.

Zimmermann (1890) fand in den Zellen des Assimilationsgewebes bei sehr zahlreichen Pflanzen Granula, von denen er sagt, dass sie „ihrem ganzen Verhalten nach mit den von R. Altmann im Cytoplasma der tierischen Zellen beobachteten Differenzierungen übereinstimmen“.

Er fixierte nicht mit dem Altmannschen Gemisch von Osmiumsäure und Kaliumbichromatlösung, sondern mit konzentrierter alkoholischer Pikrinsäure oder 3%iger Salpetersäure und färbte mit Säurefuchsin-Pikrinsäure.

Die in dieser Weise sichtbar gemachten Granula zeigten im ausgewachsenen Blatt stets genau kugelförmige oder wenig in die Länge gestreckte rundliche Gestalt. Nur in einem Fall fand Zimmermann erhebliche Abweichungen von der Kugelgestalt und zwar in den jungen Blättern von *Polypodium ireoides*. Hier waren die Granula bald nur in die Länge gestreckt, bald bestanden sie aus einem geraden oder etwas gekrümmten stabförmigen Körper, der an einem oder beiden Enden verdickt war. Die Granula sind stets bedeutend kleiner als die Chloroplasten; im übrigen schwankt ihre Grösse je nach der Pflanzenart innerhalb sehr weiter Grenzen. Ebenso wie die Grösse ist auch die Anzahl der in einer Zelle enthaltenen Granula sehr verschieden. Bei *Tradescantia discolor* und auch bei anderen Pflanzen findet man im Schwammparenchym häufig ungefähr ebensoviel Granula als Chromatophoren; bei anderen Pflanzen ist die Zahl der Granula bedeutend grösser. Die Granula sind nur selten über den gesamten plasmatischen Wandbeleg gleichmässig verteilt; meistens bevorzugen sie die Nähe der Chromatophoren; zuweilen sind sie auch um den Kern herum in grösserer Menge angehäuft.

Denselben Gegenstand behandelt Zimmermann in seiner „Botanischen Mikrotechnik“ (1892, S. 208). Nachdem er der Existenz Altmannscher Granula im Cytoplasma tierischer Zellen Erwähnung getan hat, fährt er folgendermassen fort: „Inwieweit nun auch dem Cytoplasma der Pflanzenzellen eine ähnliche Granulastruktur zukommt, lässt sich zurzeit noch nicht angeben. Die diesbezüglichen Untersuchungen des Verfassers sind bisher noch nicht zu irgendwie abschliessenden Resultaten gelangt. Dahingegen konnte mit Hilfe der Altmannschen Methoden der Nachweis geliefert werden, dass im Cytoplasma der Assimilationsgewebezellen gewisse Inhaltskörper sehr verbreitet sind, die mit den Altmannschen Granulis in vieler Beziehung übereinstimmen und auch zunächst einfach als Granula bezeichnet wurden (cf. Zimmermann, 1890, S. 38).“

„Dieselben sind stets farblos und stellen meist kleine Kugeln dar, die in ausgewachsenen Zellen höchstens etwa die Grösse der Nukleolen besitzen

(cf. Fig. 48, g). Ihr chemisches Verhalten spricht dafür, dass sie aus proteinartigen Stoffen bestehen.“

Die beigelegte Fig. 48 betrifft eine Zelle aus der untersten Mesophyllschicht eines Blattes von *Tradescantia albiflora*; sie ist nach einem Präparat gezeichnet, das mit alkoholischer Pikrinsäurelösung fixiert und mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann gefärbt war.

Es fragt sich nun, ob die von Zimmermann dargestellten Granula in der Tat, wie Zimmermann annimmt, mit Altmannschen identisch sind. Ich war ursprünglich geneigt, diese Frage ebenfalls zu bejahen (vergl. Meves 1910, 2, S. 650 Anm.), fand aber neuerdings im Assimilationsgewebe ausgewachsener Blätter von *Tradescantia albiflora* nach Fixierung mit Flemmingschem Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin grössere Körner (wie Zimmermann sie 1892, Fig. 48 bei demselben Objekt abbildet), nur hin und wieder vereinzelt; dagegen konstant, hauptsächlich in der Umgebung der Chloroplasten, kleinere Granula, die in sehr viel grösserer Zahl vorhanden waren als die von Zimmermann beschriebenen. Diese kleineren Granula entfärbten sich bei dem Differenzierungsverfahren im Gegensatz zu den Plastosomen, welche in denselben Schnitten in den Zellen der Leitbünde vorhanden waren, ausserordentlich schnell, so dass ich sie nicht für Altmannsche Körner oder Plastochondrien halten möchte. Wahrscheinlich handelt es sich um dieselben Körnchen metaplasmatischer Natur, die ich bei derselben Pflanze in den Zellen des Stengelvegetationspunktes und der jüngsten Blätter aufgefunden habe (s. unten).

Plastosomen habe ich in den Assimilationszellen ausgewachsener *Tradescantiablätter* nicht in einwandfreier Weise nachweisen können, und bezweifle ich auch deshalb, dass solche hier überhaupt vorhanden sind, weil nach meinen Beobachtungen bei dieser Pflanze sämtliche Plastosomen in den Zellen der Blattanlagen zur Chloroplastenbildung verbraucht werden.

Mit der Annahme, dass den Assimilationszellen ausgewachsener *Tradescantiablätter* Plastosomen fehlen, trete ich in Gegensatz zu Guilliermond (1914, 3), welcher glaubt, dass bei den Phanerogamen „Mitochondrien“ auch noch in jeder Zelle der erwachsenen Pflanze in mehr oder minder grosser Zahl enthalten seien. Ich habe aber bei der Lektüre seiner Mitteilung den Eindruck gewonnen, dass er sich bei seinen bezüglichen Feststellungen (wie auch Zimmermann) durch Körner metaplasmatischer Natur hat täuschen lassen.

In dem ersten seiner „Sammelreferate aus dem Gesamtgebiete der Zellenlehre“ (1893, S. 215) erwähnt Zimmermann ferner, dass neben Körnern jedenfalls auch fadenförmige Differenzierungen innerhalb des Cytoplasmas der Pflanzenzellen vorkommen. Hierher gehört nach Zimmermann wohl jedenfalls ein Teil der von Wigand als Kristallplastiden beschriebenen Körper, nämlich die isotropen Stäbchen, welche Zimmermann unzweifelhaft plasmatischer Natur zu sein scheinen. Zimmermann selbst beobachtete derartige Fäden in den Haarzellen von *Momordica elaterium* sowie innerhalb des Wurzelmeristems von *Vicia faba*; und zwar an letzterem Objekt sowohl während des Lebens als auch nach Fixierung mit Pikrinsäure-Sublimat-Alkohol und Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure; er schlägt vor, sie unter der Bezeichnung „Nematoblasten“ zusammenzufassen.

Ich möchte meinerseits glauben, dass diese Nematoblasten nichts anderes als Plastokonten sind.

Crato (1892—1896) beschreibt, dass in der plasmatischen Grundsubstanz, welche nach ihm stets eine „schaumförmige“ (Bütschli) oder „lamellöse“ Struktur besitzt, bläschenartige, von ihm als Physoden bezeichnete Gebilde eingelagert sind, die eine Auftreibung der Lamellen bedingen. Die Physoden sind dadurch ausgezeichnet, dass sie ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als die übrigen Zellbestandteile besitzen, besonders aber dadurch, dass ihnen ein eigenes Bewegungsvermögen zukommt. Bei den Braunalgen kriechen sie ähnlich wie Amöben oder gleiten bald mehr bald weniger lebhaft im Lamellensystem umher.

Die Hülle der Bläschen ist keine konstante, sondern eine wechselnde, aus der Lamellensubstanz bestehende; an und für sich ist der Physodenstoff unbehäutet (1896, S. 418).

Die Physoden vermehren sich nicht etwa durch Teilung, sondern entstehen dadurch, dass sich in den Lamellen „Tröpfchen einer stärker lichtbrechenden Substanz“ abscheiden (1892, S. 300—301, 1896, S. 422).

Die Formänderungen, welche die Physoden zeigen, beweisen, dass ihr Inhalt flüssiger oder zähflüssiger Natur sein muss. Mikrochemische Prüfungen des Physodeninhalts, welche Crato in grosser Ausdehnung besonders bei den Braunalgen vorgenommen hat (1893, S. 172 u. folg.), ergaben, dass schon innerhalb der Gruppe der Braunalgen wesentliche Verschiedenheiten in Bezug auf die chemische Zusammensetzung desselben vorkommen. Die Physoden enthalten aber stets die am leichtesten oxydierbaren, bezw. die am stärksten reduzierenden Stoffe der Zelle.

Der „wesentlichste Teil der Zelle“ ist nach Crato (1896, S. 417—419) das Lamellensystem; jedoch ist dieses auf den Kern und die übrigen vorhandenen Organe, Physoden, Chromatophoren angewiesen. Die Physoden sind die „Trabanten“ des Lamellensystems, „die Organe, welche in allen Lamellen umhergleitend, auf die denkbar günstigste Weise den chemischen Austausch und den Transport wichtiger Baustoffe übernehmen“ (1893, S. 163). Der „bereits individualisierte“ Physodeninhalt wird zum Aufbau der Lamellensubstanz verbraucht; er „besitzt keinen organisierten Bau“, im Gegensatz zum Kern und den Chromatophoren, die „in sich völlig abgeschlossene, selbst wieder kunstvoll gebaute Organe der Zelle“ sind. Ein Verschmelzen und Aufgehen dieser beiden Organe in die Lamellensubstanz kommt nicht vor, „dagegen ist dies oft der Fall bei der Physodensubstanz“ (1896, S. 419). Trotzdem kann dem Physodeninhalt, da er sich eigenmächtig bewegt, eine gewisse Vitalität nicht abgesprochen werden (1896, S. 447).

Crato erhebt nun keineswegs den Anspruch, die von ihm als Physoden bezeichneten Gebilde als erster gesehen zu haben, sondern meint, dass der bei weitem grösste Teil der sogenannten Mikrosomen hierher gehöre. Er bezeichnet es ferner (1896, S. 411) als möglich, dass die Altmannschen Granula „mit den Physoden in Beziehung stehen, bezw. damit identisch sind“.

In der Tat ist es wohl zweifellos, dass sich unter den Gebilden, welche Crato bei höheren Pflanzen als Physoden beschrieben hat, zahlreiche Altmannsche Granula oder Plastochondrien befinden. Ebenso bestimmt lässt sich aber auf Grund der von ihm angestellten mikrochemischen Reaktionen behaupten, dass er ausser Plastochondrien vielfach Einschlüsse metaplasmatischer Natur zu den Physoden gerechnet hat.

Um ein Beispiel anzuführen, so findet Crato, dass sich die Physoden bei Elodea in den Zellen des Vegetationspunktes und in den peripherischen Zellen junger Wurzeln mit Osmiumsäure schnell schwarz bezw. braun färben. Das tun die Plastochondrien aber niemals, wohl aber tun es Fett- oder Gerbstofftröpfchen, und die Kügelchen, welche Crato bei Elodea gesehen hat, gehören wahrscheinlich einer von beiden Kategorien an. Jedenfalls vermochte ich leicht festzustellen, dass in vielen Zellen dieser Pflanze an den von Crato bezeichneten Orten Kügelchen, welche durch Osmiumsäure gebräunt werden, neben Plastosomen vorhanden sind.

Über die Physoden Cratos speziell bei Elodea hat sich neuerdings auch Lewitsky (1911, 1, S. 688) geäußert: Ihm ist es am wahrscheinlichsten, dass sie als „vielleicht fettartige Abbau-

produkte des Stoffwechsels“ zu deuten sind, „welche zwar auch im normalen Leben gebildet, aber in einem in der Lebenstätigkeit etwas gestörten Plasma viel stärker produziert werden“.

Ebenso wie in den Zellen von *Elodea* werden sich meines Erachtens bei den Braunalgen Plastosomen neben den „Physoden“ nachweisen lassen.

Wenn Crato sagt, dass die Physoden bei *Fucus* und *Ectocarpus* nach Behandlung mit Osmiumsäure farblos bleiben, bei *Sphacellaria*, *Chaetopteris* und *Pylaiella* sich schwärzen, so kann mit Bestimmtheit behauptet werden, dass es sich im letzteren Fall nicht um Plastosomen handelt. Ebenso wenig lassen sich Plastosomen lebend durch Methylenblau färben, wie Crato es von den Physoden bei *Chaetopteris* beobachtet hat. Dagegen sind Bräunung mit Osmiumsäure und Färbung mit Methylenblau beides Reaktionen, welche auch Gerbstoffblasen zeigen. Die von Crato bei den Braunalgen beschriebenen Physoden sind nach Cratos eigener Angabe schon früher teils als Fett- oder Gerbstofftröpfchen, teils als der Stärke entsprechende Gebilde („Fucosankörner“) gedeutet worden.

Crato selbst hat nun bei den Braunalgen bereits Zellbestandteile beschrieben, in denen ich Plastosomen vermuten möchte; das sind einmal die „Tröpfchen einer stark lichtbrechenden Substanz“, welche nach Crato den Physoden Entstehung geben; ferner die „stark lichtbrechenden unregelmässig angeordneten Fädchen“, welche z. B. in Parenchymzellen von *Fucus* besonders bei hoher Einstellung in der wandständigen Lamelle (aber auch in den im Innern der Zelle befindlichen Lamellen) sichtbar sind (1896, S. 422—424). Die Fädchen krümmen sich nach Crato meist lebhaft hin und her, verzweigen sich bisweilen aderig und können stellenweise sogar den Eindruck eines unregelmässigen Netzwerkes hervorrufen, „so dass man anfangs geneigt ist, das so viel umstrittene Protoplasmanetzwerk, wenn auch nur in einem Teil der Zelle, aufgefunden zu haben“.

Den „Physoden“ wird von Crato, wie ich oben berichtet habe, „eigenes Bewegungsvermögen“ zugeschrieben. Da sie aber bei den Braunalgen, bei denen sie am lebhaftesten „kriechen“, zum Teil Gerbstoffblasen darstellen, kann die von Crato beobachtete Bewegung wohl nicht gut eine „eigenmächtige“ sein. Ich möchte meinerseits vermuten, dass sie vielleicht durch Änderungen

im Füllungszustand der in der Grundsubstanz des Cytoplasmas eingeschlossenen Zellsaftvakuolen bedingt wird. Wenn dabei auch Formänderungen der „Physoden“ auftreten, so würde dies bei flüssiger Beschaffenheit des Physodeninhalts nicht weiter merkwürdig sein.

Mikosch (1894) sah in lebenden Epidermiszellen von *Sedum Telephium* im Wandbeleg des Protoplasmas ziemlich stark lichtbrechende Körnchen, die in der Regel zu mehreren perlschnurförmig aneinander gereiht waren; der Verlauf der Reihen war nicht selten geschlängelt. Fixierte Mikosch die an lebenden Pflanzenteilen ausgeführten Schnitte mit 1—1½%iger Salpetersäure und färbte mit Hämatoxylin, so konnte er verschieden orientierte, gerade oder geschlängelt verlaufende Fäden wahrnehmen, von denen einige deutlich gekörnt, andere homogen waren.

Ausser in Epidermiszellen konnte Mikosch auch in Parenchymzellen von *Sedum*, in Epidermis- und Parenchymzellen von *Sempervivum* und mehreren Malvenarten die genannten Fäden beobachten. Im Cytoplasma jüngerer Blätter von *Sedum* sind die fadenförmigen Elemente der Zahl nach geringer, kürzer und dicker als in älteren. Das Protoplasma von Meristemzellen zeigt, soweit die Beobachtungen von Mikosch reichen, gar keine Fäden, sondern nur Körnchen.

Ich selbst habe bei einer Nachuntersuchung, die ich an den Blättern von *Sedum Telephium* mit Hilfe der Plastosomenmethode vornahm, in den Epidermiszellen neben Kügelchen, welche durch Osmiumsäure gebräunt werden und wahrscheinlich Gerbstofftröpfchen darstellen, zahlreiche teils körnige teils fädige Plastosomen aufgefunden.

Swingle (1898) teilt mit, dass bei einigen Saprolegniaceen und Florideen in den oberflächlichen Schichten des Cytoplasmas reichlich „Vibrioiden“ vorkommen, die er als „neue Organe oder Organoide“ der Pflanzenzelle bezeichnet.

Die Vibrioiden sind schlanke, zylindrische, scharf abgegrenzte Körper, welche etwa die Grösse von vielen gewöhnlich vorkommenden Bazillen haben; sie weisen langsame biegende oder undulatorische Eigenbewegungen auf. Sie sind schon in der lebenden Zelle gut sichtbar, lassen sich aber auch durch die gewöhnlichen Reagentien gut fixieren und durch Färbung scharf von dem umgebenden Cytoplasma abheben. Ihr Aussehen legt den Gedanken nahe, dass es sich um winzige „Endoparasiten“ handelt, aber ihr konstantes Vorkommen in Pflanzen, die sich auf allen Entwicklungsstadien befinden und von weit von einander entfernten Lokalitäten stammen, spricht gegen

diese Ansicht. Ihre Funktion ist unbekannt. Swingle fügt hinzu, dass diese Gebilde schon von früheren Autoren, die er nicht mit Namen anführt, beobachtet, aber nicht zutreffend beschrieben seien.

Lagerheim (1899) fand Swinglesche Vibrioiden ausser bei einer Saprolegniacee (*Dictyurus monosporus*) in den Zellen eines Pilzes *Ascoidea rubescens*, welcher eine Mittelstellung zwischen Ascomyceten und Phycomyceten einnimmt.

Man sieht sie bei *Ascoidea* am leichtesten in dem protoplasmatischen Wandbeleg älterer fettfreier Hyphenzellen; sie sind so bazillenähnlich, dass man glauben würde, dass es sich um intrazellulär lebende Bakterien handelt. Auch im Verhalten zu den Farbstoffen zeigen sie eine auffallende Übereinstimmung mit Bakterien. Lagerheim hat eine ganze Anzahl von Anilinfarbstoffen auf in Alkohol konserviertes Material einwirken lassen; „von diesen erwiesen sich eigentlich nur einige Triphenylmetanfarbstoffe und zwar Fuchsin, Diamantfuchsin, Methylviolett, Gentianaviolett, Dahlia, Erythrosin zur guten Färbung der Vibrioiden geeignet“. Am besten und bequemsten fand Lagerheim die Verwendung von Ziehlschem Karbolfuchsin. Eine distinkte Tinktion der Vibrioiden erhält man auch, wenn man mit Ehrlichs Anilinwasser-Gentianaviolett-Lösung färbt und das Präparat nach Auswaschung in Wasser mit Jod-Jodkalium behandelt.

Dass die „stark lichtbrechenden Kügelchen“ und „gestreckten, etwas torulösen Fädchen“, welche Berthold bei *Saprolegnia* beschrieben hat, nach dem Resultat meiner Untersuchung Plastosomen darstellen, habe ich oben bereits bemerkt. Von Florideen habe ich *Nemalion multifidum* geprüft und hier durch Fixierung mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin in den Rindenzellen sehr zahlreiche stäbchenförmige Gebilde nachweisen können, welche offenbar die „Vibrioiden“ sind. Ich gestehe, dass ich kein Bedenken tragen würde, sie für Plastokonten zu erklären, wenn es mich nicht stutzig machen würde, dass die „Vibrioiden“ sich nach Swingle und Lagerheim mit den „gewöhnlichen Reagentien“ fixieren und nach Lagerheim auf sehr verschiedene Weise färben lassen; die Richtigkeit dieser Angaben habe ich bisher nicht nachgeprüft.

Némec (1901, 1) berichtet über fibrilläre protoplasmatische Strukturen, welche er als „reizleitende“ auffasst. Er hat sie besonders in der Wurzelspitze von *Allium cepa* studiert. Hier kann man nach ihm auf einem medianen Längsschnitt in zahlreichen Zellen, „besonders im Plerom und Periblem“, longitudinal verlaufende Plasmastränge wahrnehmen, welche an den Querwänden miteinander korrespondieren und aus zahlreichen homo-

genen Fibrillen bestehen, die in einem dichten granulären Plasma eingebettet sind; das Plasma bildet an den Fibrillen eine feine, jedoch scharf distinkte Scheibe.

Die Fibrillen können nach Némec durch verschiedene Methoden zur Darstellung gebracht werden. Némec (S. 72) gibt an, dass er eine Färbung der Fäden, die aber nur „einige Sekunden lang“ andauerte, dadurch erzielt habe, dass er Längsschnitte des lebenden Objekts in eine 1% ige wässrige Lösung von Methylenblau hineinbrachte und direkt in derselben beobachtete. Die Färbung trat „beim Absterben der Zelle oder direkt vor demselben“ auf und fiel noch deutlicher aus, wenn die Farbstofflösung mit einigen Tropfen Ammoniak versetzt wurde, was das Absterben der Zellen beschleunigte.

Hauptsächlich aber wurde der Nachweis der Fibrillen an fixiertem und gefärbtem Material geführt. Zum Fixieren wurde Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure, Chromessigsäure und Flemmingsches Gemisch gebraucht. Für Stückfärbung diente Parakarmin oder Hämatoxylin; für die Schnittfärbung kamen Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain, das Flemmingsche Dreifachverfahren und andere Methoden in Anwendung.

Die Fibrillen verlaufen nun nach Némec „in den Pleromzellen longitudinal von einer Querwand zur anderen, zwar nicht ganz gerade, jedoch lässt sich immer diese Hauptrichtung ziemlich leicht feststellen. In jüngeren Zellen bilden die Fibrillen oft verschiedenartig gewundene Schlingen und Windungen, in älteren richten sie sich jedoch mehr gerade und sind nur schwach wellenförmig gekrümmt.“

So wie die plasmatischen Stränge, so korrespondieren auch die einzelnen Fibrillen an den Querwänden miteinander; jedoch stehen sie nie in kontinuierlichem Zusammenhang; die Querwände werden von ihnen nicht durchbrochen.

In den jüngeren Teilen der Wurzelspitze gesellen sich zu den longitudinal verlaufenden Fibrillen, welche die Mehrzahl ausmachen, andere, welche eine radiale oder annähernd radiale Richtung innehalten. Letztere bilden nie eigentliche Bündel, sondern verlaufen stets isoliert, meist unregelmässig gekrümmt. Nahe am Vegetationspunkt müssen die Fibrillen ganz neu entstehen; denn in den Zellen des Vegetationspunktes selbst konnte Némec sie nicht nachweisen.

Da die Fibrillen „wahrscheinlich selten im Cytoplasma blind endigen, vielmehr meist von einer Wand zur anderen verlaufen und an die äussere Plasmahaut sich anknüpfen“, wobei sie in den benachbarten Zellen korrespondieren, bilden sie nach Némec ein gesetzmässig zusammenhängendes System („Fibrillensystem“), welches „höchstwahrscheinlich vorwiegend eine reizleitende Struktur vorstellt“, die im letzten Prinzip mit derjenigen übereinstimmt, welche in den Leitungsbahnen der Metazoen festgestellt wurde.

Allium cepa stellt nach Némec das günstigste Objekt zur Auffindung und Beobachtung der Fibrillen dar, jedoch hat Némec sie ausserdem noch in den Wurzelspitzen zahlreicher anderer monocotyler und dicotyler Pflanzen (*Hyacinthus orientalis*, *Iris germanica*, *Panicum miliaceum*, *Zanichellia*

palustris, *Trianea bogotensis* und *Cucurbita pepo*, *Vicia faba*, *Pisum sativum* u. a.), sowie einiger Farne (*Woodwardia* und *Aspidium*) nachweisen können.

Der Abhandlung von Němec, welcher bereits eine vorläufige Mitteilung vorausgegangen war, hat man seinerzeit, wie ein Referent (Kohl, im Botanischen Zentralblatt, Bd. 87, 1901, S. 344) schreibt, „mit grosser Spannung entgegengesehen“. Die Erwartungen gingen aber wohl nur zum Teil in Erfüllung. Zwar sagt Kohl von den von Němec beschriebenen Strukturen, dass sie dem Beschauer in den beigegebenen „schönen Figuren“ „so klar und deutlich entgegentreten, dass man sich nicht genug wundern könne, wie diese Gebilde dem geübten Auge anderer Forscher, welche früher danach gesucht, entgehen konnten“. Ebenfalls Noll (Bot. Ztg., Bd. 59, 2, 1901, Spalte 148) wirft die Frage auf, wie es möglich war, dass diese Fibrillensysteme bei der hochausgebildeten mikroskopischen Technik und der Intensität der mit ihrer Hilfe betriebenen histologischen Forschung nicht schon früher und allgemein gefunden wurden. Er meint, es sei nicht das erste Mal, dass Dinge jahrzehntelang nicht gesehen wurden, die nach ihrer mit Kopfschütteln begrüßten Entdeckung nachher zu den unvermeidlichsten Funden gehörten.

Die theoretische Deutung, welche Němec seinen Fibrillen beilegte, wurde aber von vornherein skeptisch aufgenommen.

Am entschiedensten bezweifelte Haberlandt (1901, 1) bei einer Besprechung der Němecschen Arbeit, dass die von Němec beobachteten Fibrillensysteme Organe der Reizleitung darstellen. Haberlandt erklärt, es könne nach den Angaben von Němec kaum einem Zweifel unterliegen, dass diese Fibrillen mit den Kinoplasmafasern Strasburgers nahe verwandt oder identisch seien; sie könnten persistierende und in die Länge gewachsene Spindelfasern darstellen. Weiter macht er darauf aufmerksam, dass sie sich fast ausnahmslos nur in unausgewachsenen, erst in Entwicklung begriffenen Zellen vorfinden und meist mit den Zellkernen in sehr innige Berührung treten. Diese beiden Umstände lassen ihn vermuten, dass die Hauptbedeutung jener Fibrillensysteme in der Übertragung der vom Zellkern ausgehenden Impulse auf die Zellmembran besteht.

Němec (1901, 2) weist in einer Erwiderung auf verschiedene Punkte hin, in welchen die von ihm beschriebenen Strukturen

von den Kinoplasmafasern Strasburgers abweichen und hält im übrigen seine Anschauungen „Haberlandts hypothetischen Deutungen der Fibrillen gegenüber“ als die „wahrscheinlichsten und am nächsten liegenden“ aufrecht.

Haberlandt (1901, 2) hat darauf, um sich über die fraglichen Fibrillensysteme ein auf eigener Anschauung basierendes Urteil bilden zu können, die Wurzelspitzen von *Allium cepa*, das Hauptobjekt der Némec'schen Untersuchungen, einer „möglichst genauen Nachuntersuchung unterworfen“. Er studierte zunächst Längsschnitte durch frische Wurzelspitzen in 5%iger Rohrzuckerlösung und sah an diesen sehr deutlich, dass die Plasmastränge, welche die grossen Pleromzellen der Länge nach durchziehen, eine längsfaserige Struktur zeigen, „d. h. man sieht langgestreckte Plasmafasern oder Plasmalamellen, die durch lange, spaltenförmige Vakuolen von einander getrennt werden“. Bei diesen Plasmasträngen handelt es sich nun aber um Massen, welche sich in strömender Bewegung befinden, wenn die Strömungen auch infolge der Empfindlichkeit des Objekts oft sehr bald schon zum Stillstand kommen. Haberlandt kommt daher zu dem Resultat, dass die längsfibrilläre Struktur der zentralen Plasmastränge in den Pleromzellen der *Allium*-wurzel dasselbe Phänomen sei, wie der von früheren Forschern (Frommann, Wigand, Berthold, Strasburger, Crato u. a.) beobachtete Aufbau strömenden Protoplasmas überhaupt.

Was man an Präparaten sieht, welche nach den Angaben von Némec fixiert und gefärbt sind, entspricht nach Haberlandt vollkommen dem, was nach dem Aussehen des lebenden Objekts zu erwarten war. Die zentralen Plasmastränge zeigen eine längsfaserige Struktur, wie sie von Némec im allgemeinen beschrieben wird, wenn auch die meisten seiner Abbildungen als mehr oder weniger stark schematisiert bezeichnet werden müssen. Obgleich sich, wie bereits Némec bemerkt, die „Fibrillen“ nicht spezifisch färben lassen, so heben sie sich doch durch intensivere Färbung deutlich von der feinkörnigen Grundsubstanz ab, in der sie eingebettet erscheinen. Die „Grundsubstanz“ kann repräsentiert werden 1. von jenen Wabenwänden, die sich in der „Flächenstellung“ befinden, wobei dann die in der Profilstellung befindlichen Wabenwände die „Fibrillen“ darstellen, oder 2. von feinkörnigen Fällungsprodukten, die durch

das Fixierungsmittel in den spaltenförmigen Vakuolen des Plasmastranges erzeugt werden. Wahrscheinlich wird das mikroskopische Bild von beiden Momenten bedingt. Wenn Haberlandt sonach die Fibrillen im Anschluss an Bütschlis bekannte Vorstellungen als lang gezogene, im Profil gesehene Wabenwände aufzufassen geneigt ist, so kann er sich doch auch gut vorstellen, dass trotz des ursprünglich gegebenen Wabenbaues eine wirklich fibrilläre Struktur zustande kommen kann. Wenn die Wabenwände längs der Kanten, ähnlich wie im Collenchymgewebe die Zellulosewände, stärker verdickt werden, so bildet sich ein „Fibrillensystem“ aus, das zu einem reinen Netzwerk wird, wenn die unverdickt gebliebenen Partien der Wabenwände resorbiert werden.

Wie man sieht, ist bei dieser Nachprüfung von den Némecschen Fibrillen so gut wie nichts übrig geblieben. Haberlandt ist aber, was die Tatsachen anlangt, im Unrecht. Die „Fibrillen“ sind mit Bezug auf ihre Existenz von der Protoplasmaströmung und einem Wabenbau der Grundsubstanz völlig unabhängig. Sie sind nichts anderes als Plastokonten, welche durch die neueren Methoden so scharf hervorgehoben werden können, wie man es nur irgend verlangen kann.

Némec sagt (1901, I, S. 91), dass, wenn man jemals eine „spezifische Tinktion der Fibrillen oder ihrer Scheiden“ auffinden würde, man natürlich ein viel besseres Bild des Fibrillensystems würde entwerfen können. Hierzu ist zu bemerken, dass es in erster Linie auf die richtige Fixierung ankommt. Stark saure Fixierungsmittel sind für Plastosomenstudien ungeeignet. Dass die Färbung allein es nicht tut, ergibt sich daraus, dass Némec selbst bereits mit Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain gearbeitet hat, also mit einer Färbemethode, die sich ausgezeichnet zur Darstellung der Plastosomen eignet. Indem Haberlandt den Verdacht abwehren will, dass die „Fibrillen“ in seinen Präparaten schlecht fixiert gewesen sein könnten, weist er darauf hin, dass „in sich teilenden Zellen die Spindelfasern und überhaupt alle Kern- und Zellteilungsfiguren in typischer Ausbildung zu sehen waren“. Dieser Umstand spricht aber mehr für einen ungenügenden Erhaltungszustand der Plastosomen als für das Gegenteil; jedenfalls sind die Spindelfasern am besten bei einer stärker sauren Fixierung sichtbar, durch welche die Plastosomen in der Regel mehr oder weniger vollständig gelöst werden.

An der Hand von Präparaten, welche in geeigneter Weise fixiert und gefärbt worden sind, kann man bei der Zwiebelwurzel leicht feststellen, dass das Cytoplasma der Pleromzellen zahlreiche, mehr oder weniger lange, gewundene Plastokonten enthält. In den langen und breiten Zellen (Fig. 7) der Reihen, aus welchen die Gefässe hervorgehen sollen, zeigen sie einen vorwiegend longitudinalen Verlauf, sind aber wohl nur selten so lang, dass sie die ganze Zelle durchziehen. Einige der Fäden endigen an den Querwänden in der „Hautschicht“; es kann aber keine Rede davon sein, dass sie mit denjenigen benachbarter Zellen anders als zufällig korrespondieren. Die Fibrillen sind ferner nicht, wie Němec behauptet, von einer besonderen Scheide umgeben, sondern liegen nackt im Cytoplasma.

Fig. 8 gehört zu derselben Zellreihe wie Fig. 7, liegt aber am Anfang derselben, in der Nähe des Vegetationsscheitels; das Cytoplasma enthält hier Körnchen und kurze dünne Fäden.

Die meisten Zellen des Periblems enthalten ebenfalls Körner und eventuell noch vereinzelte kurze Fäden (Fig. 9). Längere Fäden kommen im Periblem in den innersten Zellreihen in grösserer Entfernung vom Vegetationsscheitel vor (Fig. 10).

Dass die von Němec beschriebenen Fibrillen Plastokonten (oder Chondriokonten) seien, habe ich schon 1908, I S. 843 vermutungsweise ausgesprochen. Im selben Jahre hat Lams auf der Berliner Anatomenversammlung durch Van der Stricht Präparate der Zwiebelwurzel demonstrieren lassen, welche mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch fixiert und teils mit Eisenalizarin-Kristallviolett nach Benda, teils mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren. Nach dem beigegebenen kurzen Bericht zeigten sie „Mitochondrien, Chondriokonten und Chondriomiten“ in sehr grosser Zahl. Was das hier behauptete Vorkommen von Chondriomiten anlangt, so kann man nach meinen Beobachtungen wohl Reihen von Mitochondrien oder Plastochondrien auffinden, kann aber nicht feststellen, dass diese Plastochondrien in „Plasmafäden“ eingefügt seien.

Němec selbst hält noch 1910, S. 481 die „pflanzlichen Mitochondrien“ für „Chromidien“ (!) und erklärt sie für Stoffwechselprodukte (!), die sich in besonders stark funktionierenden Zellen (Tapetenzellen, Riesenzellen, Nektardrüsen) anhäufen.

III. Die Plastosomen und die Chloroplastenanlagen von Schimper, A. Meyer und Mikosch.

Eine Reihe neuerer Untersucher, zuerst ein Vertreter der menschlichen Anatomie, Pensa (1910), weiter die Botaniker Lewitsky (1910), Guilliermond (1911), Forenbacher (1911) und wiederum ein Mediziner, Maximow (1913) haben gefunden, dass die Chromatophoren (Chlorophyllkörper, Stärkebildner und Farbkörper) bei den höheren Pflanzen von Plastosomen abstammen. Da die Richtigkeit dieses Resultats von anderen (z. B. A. Meyer, Rudolph, Scherrer, Sapëhin) bestritten wird, dürfte es nicht überflüssig erscheinen, wenn ich sie speziell hinsichtlich der Chlorophyllkörper oder Chloroplasten im folgenden nochmals bestätige. Hauptsächlich aber habe ich gemäss der Aufgabe, die ich mir gestellt habe, untersucht, ob die älteren Forscher, besonders Schimper und A. Meyer, als sie die Entstehung der Chloroplasten studierten, bereits auf die Plastosomen gestossen sind.

Schimper vereinigte 1883 die Chlorophyllkörper, Stärkebildner und Farbkörper als Gebilde gleichen Ursprungs unter einer gemeinsamen Bezeichnung, als welche er damals Plastiden¹⁾ wählte; die Chlorophyllkörper nannte er Chloroplastiden, die Stärkebildner „und alle hierher gehörigen farblosen Gebilde“ Leukoplastiden und die Farbkörper Chromoplastiden. In einer weiteren Arbeit (1885) schloss er sich aber dann der Terminologie von Strasburger (1884, S. 67) an, welcher die Chlorophyllkörper als Chloroplasten, die Stärkebildner als Leukoplasten, die Farbkörper als Chromoplasten bezeichnet und alle diese Gebilde unter dem Namen Chromatophoren zusammenfasst.

Nach dem Ergebnis der Schimperschen Untersuchung (1883) werden nun die Chromatophoren allgemein nicht durch Differenzierung aus dem Plasma, sondern ausschliesslich, wie Schmitz bereits 1882 für die Chlorophyllkörper der Algen festgestellt hatte, durch Teilung auseinander gebildet. Die chlorophyllfreien Vegetationspunkte enthalten nach Schimper Leukoplasten, welche bereits im Vegetationspunkte des Stengels der Keimpflanze vorhanden sind und durch Teilung alle Leuko-, Chloro- und Chromoplasten des gesamten Organismus erzeugen, mit Ausnahme derjenigen der Wurzeln, die in gleicher Weise die Nachkommen von in dem Vegetationspunkte der Keimwurzel befindlichen Leukoplasten sind.

Als besonders geeignete Objekte, um die Entwicklung der Chromatophoren zu studieren, empfiehlt Schimper die Vegetationspunkte von Im-

¹⁾ Zu diesem Terminus ist zu bemerken, dass er 1883 bereits lange vergeben war; Haeckel hatte 1866 die ganzen Zellen als Plastiden oder „Bildnerinnen“ bezeichnet.

patiens parviflora, in deren relativ durchsichtigen Scheitelmeristemzellen die Leukoplasten als mattglänzende, relativ grosse Kugeln wohl unterscheidbar sind, von *Tropaeolum maius*, *Reseda odorata* und etiolierten Sprossen von *Dahlia variabilis*. Bei den Monocotyledonen sind die Leukoplasten in den Vegetationspunkten kleiner als bei den Dicotyledonen.

Die Umwandlung der Leukoplasten in Chloroplasten hat Schimper „besonders eingehend“ bei den *Tradescantia*-arten, namentlich bei *Tradescantia albiflora*, untersucht und zwar teilweise an frischen, teilweise an in Pikrinsäure erhärteten und mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten. „Durch diese letztere Behandlung nehmen die Plastiden des Scheitelmeristems, die hier sehr klein und dicht sind, eine viel dunklere Färbung als das umgebende Plasma an.“ Schimper hat die „wichtigeren Momente der Entwicklung“ in vier Figuren dargestellt, die ich hier als Fig. 18—21 reproduziert habe.

Auch in den Luftwurzeln von *Hartwegia comosa* ist es nach Schimper leicht, den Übergang der kleinen Leukoplasten des Scheitelmeristems in die Chlorophyllkörper zu sehen.

Schimper beschreibt ferner Leuko- und Chloroplasten in jungen Embryonen und (1885) grosse stärkehaltige Leukoplasten in den Eizellen von *Hyacinthus*, *Daphne* und *Torenia* und bei der letztgenannten Pflanze auch im Embryosack.

A. Meyer (1883) kam unabhängig von Schimper zu dem Resultat, dass die Chromatophoren, welche er Trophoplasten nennt, bei *Allium cepa* in den Meristemzellen der wachsenden Blätter niemals neu entstehen, sondern schon als geformte Organe der Zelle vorhanden sind.

Mit dieser Erkenntnis, sagt er, „erscheint die Frage nach der Entstehung der Trophoplasten für uns allerdings nur hinausgeschoben; denn es wäre ja immer noch die Möglichkeit vorhanden, dass in den Zellen des Vegetationspunktes das Protoplasma — mit Ausnahme des Zellkerns — homogen wäre und aus demselben in einer gleichen oder ähnlichen Weise, wie bisher auf Sachs' Vorgang hin angenommen wurde, eine „freie Chlorophyllbildung“ stattfände.“ Ein Objekt, das zur Prüfung dieser Frage geeignet ist, liegt nach A. Meyer in *Elodea canadensis* vor.

„Untersucht man zuerst die meristematischen Zellen der Basis junger, etwa 0,7 mm langer Blätter aus dem Innern einer Laubknospe, so findet man, wie die Abbildung einer Zelle der Blattoberseite Fig. 79¹⁾ zeigt, kleine grüne Trophoplasten, welche meist längliche Stärkekörnchen einschliessen, im vakuoligen, farblosen Plasma verteilt.“

„Geht man am Vegetationspunkte aufwärts und untersucht die jüngste Blattanlage oder selbst eine Zelle des noch höher am Vegetationspunkte hinauf gelegenen Meristems, so findet man, wie es in Fig. 78²⁾ dargestellt, auch hier schon die allerdings sehr kleinen und schwach grünen Trophoplasten, welche meist kleine Stärkeeinschlüsse führen.“

¹⁾ Hier als Fig. 23 reproduziert.

²⁾ Vgl. Fig. 22 hier.

„Man überzeugt sich leicht, dass die Körner, welche wir hier als Trophoplasten beschreiben, unzweifelhaft solche sind, wenn man von den Blattanlagen, in welchen die grünen Trophoplasten leicht zu erkennen sind, ausgeht und mit der Beobachtung sukzessive am Vegetationspunkt aufsteigt. Sowohl im Dermatogen als in dem von ihm umhüllten meristematischen Gewebe des Vegetationspunktes erkennt man dann die kleinen stärkeführenden Trophoplasten relativ leicht und unzweifelhaft.“

Guilliermond (1913, 3, 1914, 1 und 2) hat nun bereits die Frage erörtert, ob die Ergebnisse von Schimper und A. Meyer sich mit der Entstehung der Chloroplasten aus Chondriosomen oder Plastosomen vereinigen lassen, und ist dabei (1914, 1, S. 27), in einem Bericht über die pflanzliche Mitochondrienfrage, zu folgendem Schluss gekommen: „Dès lors il semble¹⁾ donc que les éléments que Schimper et A. Meyer considèrent comme de petits leucoplastes ne sont pas autre chose que les mitochondries actuelles que ces auteurs n'ont pu observer que très imparfaitement, dont ils n'ont pas pu se rendre compte de l'importance dans la cellule, et dont ils n'ont pu observer ni les formes caractéristiques, ni les détails de leurs processus de transformation en plastes“.

In einer anderen Veröffentlichung desselben Jahres hat sich derselbe Autor sogar mit Bestimmtheit für eine Identität der Chromatophorenanlagen mit Mitochondrien ausgesprochen. „Wenn man prüft,“ sagt er 1914, 2, S. 300, „was die von Schimper und Meyer beschriebenen kleinen Leukoplasten, die durch weitere Differenzierung in den ausgewachsenen Geweben zu Amylo-, Chloro- und Chromoplasten werden, eigentlich vorstellen, so kommt man zu dem Schluss, dass sie ganz einfach den jetzigen Mitochondrien entsprechen.“

„Es sei namentlich hervorgehoben, dass die Frage nach dem Ursprung der Schimperschen Plastiden immer sehr dunkel geblieben ist, was auch darüber geredet worden ist. Schimper so wenig wie Meyer haben die Herkunft der Plastiden genau angeben können. Sie beschränken sich meist darauf, in der Eizelle und in den Embryonalzellen ohne Abbildungen kleine Leukoplasten zu beschreiben, die auf frischen Schnitten sehr schwer zu sehen und allgemein unmöglich zu färben sein sollen. Durch ihre Vergrößerung entstanden Chloro-, Amylo- und Chromoplasten. In manchen Fällen sogar kommen sie nicht einmal zur Beobachtung

¹⁾ Von mir gesperrt.

der Leukoplasten, sondern sie erschliessen nur aus der Analogie mit den günstigsten sichtbaren Fällen, dass die Leukoplasten doch vorhanden sind, aber durch die Dichtigkeit des Cytoplasmas unsichtbar bleiben. Im übrigen berufen sich diese Autoren meist zur Stütze ihrer Theorie auf die Tatsachen, die bei manchen Algen bekannt sind.“

„Es ist also gewiss, dass die kleinen Leukoplasten Schimpers und Meyers weiter nichts als Mitochondrien sind,¹⁾ welche diese Forscher nur unvollkommen gesehen haben, von deren Bedeutung für die Zelle sie sich nicht Rechenschaft gegeben haben, deren charakteristische Form sie nicht sehen konnten und deren Feinheiten und Verwandlung in ausgebildete Plastiden sie nicht unterschieden haben.“

Ich selbst vermochte, als ich zunächst die Arbeiten von Schimper las und seine Figuren betrachtete, keineswegs die Überzeugung zu gewinnen, dass die von Guilliermond geäusserte Auffassung, nach welcher die kleinen Leukoplasten von Schimper Mitochondrien entsprechen sollen, zutreffend ist. Ich habe daher, um zu einer Entscheidung zu kommen, die von Schimper am meisten empfohlenen Objekte mit Hilfe der Plastosomenmethoden nachgeprüft.

Von den Leukoplasten, welche Schimper in Zellen des Scheitelmeristems von *Impatiens parviflora* und *Dahlia variabilis* abbildet (seine Fig. 1 von *Impatiens* habe ich hier in Fig. 17 reproduziert), kann man allerdings auch ohne Nachuntersuchung mit Sicherheit behaupten, dass sie keine Mitochondrien oder Plastochondrien darstellen können, weil sie dafür viel zu gross sind. Hier kann es sich meines Erachtens wohl nur um junge, wenn auch noch nicht ergrünte Chloroplasten oder um Plastosomen handeln, die schon ein grosses Stück ihrer Entwicklung zu Chloroplasten hinter sich haben.

In der Tat behauptet Guilliermond ja auch nur von den kleinen Leukoplasten (wie Schimper sie in Vegetationspunkten von Monocotylen [*Tradescantia*, *Hartwegia*] beschrieben hat), dass sie Mitochondrien darstellen.

Bei einer Nachuntersuchung, die ich an *Tradescantia albiflora* vornahm, vermochte ich nun folgendes zu konstatieren. Die Zellen des Stengelvegetationspunktes sind stark vakuolisiert (Fig. 11).

¹⁾ Von mir gesperrt.

Das Cytoplasma, welches auf ein dünnes Fachwerk zwischen den Vakuolen beschränkt ist, enthält Plastosomen nicht in Form von Körnern, sondern in derjenigen von mehr oder weniger langen Fäden. Neben den Fäden oder Plastokonten finden sich Körnchen, welche sich durch Eisenhämatoxylin zunächst ebenso wie die Plastokonten schwarz färben lassen, den Farbstoff bei der Differenzierung aber sehr leicht und rasch wieder abgeben und bald so blass werden, dass sie überhaupt nicht mehr erkennbar sind; sie sind zweifellos metaplasmatisc her Natur.

Man überzeugt sich nun leicht, dass die Fäden sich in den jungen Blättern in derselben Weise, wie Pensa, Lewitsky, Guilliermond und Forenbacher beschrieben haben, in Chloroplasten umwandeln.

In Fig. 12 sind vier Zellen aus einer jüngsten Blattanlage abgebildet, welche als rundliche Vorrangung seitlich am Vegetationskegel in der Achsel eines drittjüngsten Blattes sichtbar war; die Zellsaftvakuolen sind hier kleiner, die Grundsubstanz des Cytoplasmas ist reichlicher vorhanden als in Fig. 11, das Kaliber der Plastokonten aber noch unverändert.

In dem zweitjüngsten Blatt dagegen, aus welchem ich in Fig. 13 eine Zellreihe wiedergegeben habe, findet man die Plastokonten bereits deutlich verdickt und dabei an einem oder häufiger an beiden Enden angeschwollen. Die oben erwähnten Körner metaplasmatisc her Natur sind auf diesen und den folgenden Stadien unverändert vorhanden, waren aber in den Präparaten, welche den Fig. 13—16 zugrunde liegen, infolge stärkerer Differenzierung nicht wahrnehmbar.

In den Meristemzellen an der Basis eines drittjüngsten Blattes (Fig. 14, aus einem Blattlängsschnitt, gibt ebenso wie Fig. 16 die ganze Blattdicke wieder) hat die Verdickung und Anschwellung der Plastokonten weitere Fortschritte gemacht. Die meisten Plastokonten haben nunmehr ausgesprochene Komma- oder Hantelformen angenommen; daneben findet man einzelne mehr unregelmässige Gestalten.

Geht man nun bei demselben Blatt mit der Untersuchung höher hinauf, so beobachtet man, dass in den Epidermiszellen die plastosomatischen Elemente die Gestalt und Grösse, welche sie an der Blattbasis besitzen, beibehalten. In den mittleren Zellschichten dagegen verdicken sie sich kontinuierlich weiter,

wobei die Kommaformen ihre zugespitzten Fortsätze einziehen und die Hanteln sich in der Mitte durchschnüren (Fig. 15, 16). Auf diese Weise entstehen grosse Kügelchen, welche die jungen Chloroplasten darstellen.

Vergleicht man nunmehr die Darstellung von Schimper, so ergibt sich, dass dieser die Fäden (Plastokonten) überhaupt nicht gesehen hat, was sich einfach genug dadurch erklärt, dass sie am lebenden Objekt nicht wahrnehmbar sind und die von ihm angewandte Fixierungs- und Färbungsmethode ungeeignet ist, um sie zur Ansicht zu bringen. Dagegen ist es mir auffällig, dass Schimper auch die Vakuolisierung des Cytoplasmas weder erwähnt noch abbildet. Die von ihm beschriebenen farblosen Körner, welche „kleine Leukoplasten“ darstellen sollen, sind weder Leukoplasten, noch auch, wie Guilliermond meint, Mitochondrien oder Plastochondrien, sondern wahrscheinlich identisch mit den oben erwähnten Körnchen metaplasmatischer Natur, welche den Farbstoff nach der Eisenhämatoxylinfärbung bei der Differenzierung sehr rasch abgeben. Sie stehen zu der Chloroplastenbildung in keiner Beziehung. Es sei übrigens darauf hingewiesen, dass auch die Figuren Schimpers (vergl. hier Fig. 18—21) Übergänge zwischen diesen Körnern und den Chloroplasten vermissen lassen.

Das andere Objekt, bei dem es nach Schimper leicht sein soll, die Umwandlung „kleiner Leukoplasten“ zu Chlorophyllkörpern zu verfolgen, sind die Luftwurzeln von *Hartwegia comosa* (*Chlorophytum Sternbergianum*). Die Zellen, welche ich in den Fig. 27—39 abgebildet habe, stammen von älteren, stark ergrüneten Luftwurzeln, deren Spitzen ich vor der Fixierung ganz wenig angetrieben hatte, indem ich die wurzeltragenden jungen Pflänzchen abschnitt und für einige Tage in Wasser setzte. Fig. 27 und 28 stellen dem Scheitel des Vegetationspunktes nahe liegende Zellen der primären Rinde dar. Man gewahrt hier in dem von grossen Vakuolen durchsetzten Cytoplasma neben einzelnen Metaplasma-körnern, welche sich bei der Differenzierung entfärbt haben, zahlreiche lange und feine, stark gewundene Plastokonten, welche hauptsächlich an der Oberfläche des Kerns gelegen sind; einzelne von ihnen erstrecken sich in die Scheidewände zwischen den Zellsaftvakuolen hinein, andere bilden in Fig. 28 eine knäueelförmige Anhäufung neben dem Kern. Untersucht man nun Zellen der Rinde, die wenig weiter rückwärts vom Scheitel gelegen sind (Fig. 29—34),

so beobachtet man, dass die Plastokonten sich zunächst verkürzen und meistens an einem Ende stärker verdicken, wodurch unregelmässige Keulenformen entstehen. Indem die verdickten Enden der Keulen weiter anschwellen und sich gleichzeitig abplatten, bilden sich scheibenförmige junge Chloroplasten, denen häufig noch die ursprünglichen Keulensiele in Form dünner Faden ansitzen. Letztere scheinen später abzufallen; möglicherweise werden sie zum Ausgangspunkt für eine Plastosomenregeneration. In den Chloroplasten der Fig. 35 sind Stärkekörner aufgetreten.

Was nun Schimper anlangt, so hat er auch bei *Hartwegia* (*Chlorophytum*) von den Plastokonten nichts wahrgenommen. Die von ihm beschriebenen kleinen Leukoplasten, welche sich in Chloroplasten umwandeln sollen, sind anscheinend auch hier Körner metaplasmatischer Natur, welche sich ähnlich wie die bei *Tradescantia* vorkommenden verhalten und mit der Chloroplastenbildung nichts zu tun haben.¹⁾

An dieser Stelle sei bemerkt, dass man in der Luftwurzel von *Hartwegia* (*Chlorophytum*) in denjenigen Zellen des Zentralzylinders, welche die Anlage der Gefässe bilden und in den Zellen der Gefässbündelscheide eine direkte Entstehung von Stärke aus den Plastosomen beobachten kann, wie sie an anderen Stellen bereits besonders von Guilliermond beschrieben worden ist. In den Fig. 36—39 habe ich vier Zellen aus der meristematischen Anlage eines Gefässes wiedergegeben. Fig. 36 und 37 stammen aus der Nähe des Vegetationsscheitels, Fig. 38 und 39 aus grösserer Entfernung davon. In Fig. 36 und 37 schliesst das Cytoplasma zahlreiche Plastokonten ein. In Fig. 38 sind an einzelnen dieser Plastokonten an dem einen Ende oder nahe demselben Verdickungen aufgetreten, welche ein helleres Innere einschliessen. Letzteres besteht aus Stärke, wie sich daraus ergibt,

¹⁾ Anm. bei der Korrektur. Die hier gegebene Beschreibung bezieht sich auf Luftwurzeln von *Chlorophytum*, welche ich im Herbst 1915 fixiert hatte. In anderen Luftwurzeln derselben Pflanze, welche im Frühling dieses Jahres eingelegt und untersucht wurden, waren die kleinen Metaplasmakörnchen zahlreicher und hielten das Hämatoxylin bei der Differenzierung stärker fest; ausserdem schlossen die Zellen zum Teil noch grössere Kügelchen ein, welche durch Osmimsäure gebräunt waren. Die Plastokonten und die in Bildung begriffenen Chloroplasten in den Zellen der primären Rinde waren weniger dicht um den Kern angehäuft.

dass es durch Jod färbbar ist. In Fig. 39¹⁾ haben die Stärkekörner bereits eine ansehnliche Grösse erreicht; die Plastokonten haben sich fragmentiert, die auf diese Weise entstandenen Körnchen und Stäbchen sind grösstenteils an die Zelloberfläche verlagert. Letztere Erscheinung wird gleich darauf noch viel ausgesprochener; sie hängt mit dem Auftreten der ring- bzw. schraubenförmigen Verdickungen an der Zellmembran zusammen. Man findet alsdann Körnchen und Stäbchen plastosomatischer Natur an der Zelloberfläche streifenförmig (quer zur Längsachse der Zelle) angeordnet; die Streifen entsprechen den Vorsprüngen des Plasmaschlauches, welche zwischen den sich bildenden Verdickungsleisten liegen.²⁾

Kehren wir jetzt zu der Frage nach der von Guilliermond behaupteten Identität der früher beschriebenen Chromatophorenanlagen mit „Mitochondrien“ oder Plastochondrien zurück, so ist es mir unverständlich, wie Guilliermond überhaupt zu der Meinung hat kommen können, dass auch die von A. Meyer (1883) geschilderten jüngsten Entwicklungsstadien der Chloroplasten „Mitochondrien“ oder Plastochondrien darstellen, denn die oben wiedergegebene Beschreibung und die Figuren von A. Meyer liefern unzweideutige Beweise des Gegenteils. Die kleinsten „Trophoplasten“ (Chromatophoren) in den jüngsten Blattanlagen und im Meristem des Vegetationspunktes von Elodea sind nämlich nach A. Meyer schon „schwach grün“ und „führen kleine Stärke-

¹⁾ Die Grundsubstanz des Protoplasmas sollte in Fig. 38 und 39 die gleiche, annähernd homogene Beschaffenheit wie in Fig. 36 und 37 zeigen. Die hellen, zum Teil in regelmässigen Reihen liegenden Flecke und Strichelchen, welche man in Fig. 38 und 39 in der Grundsubstanz wahrnimmt, sind bei der lithographischen Reproduktion irrtümlicherweise hinzugesetzt.

²⁾ Anm. bei der Korrektur. Wie ich nachträglich gefunden habe, sind in der Literatur eine Menge zum Teil schon sehr alter Beobachtungen von Crüger (1855), Dippel (1868), Schmitz (1880), Strasburger (1882) und zahlreichen anderen niedergelegt, nach welchen Protoplasmakörnchen oder „Mikrosomen“ beim Membranwachstum (speziell bei der Ausbildung von Verdickungsleisten) beteiligt sind. Aus meinen Feststellungen geht hervor, dass es sich bei diesen Körnern um Plastochondrien gehandelt hat. Die bezüglichen Arbeiten hätten daher schon in der Zusammenstellung der älteren Plastosomenliteratur, die ich im Teil II der vorliegenden Abhandlung gegeben habe, berücksichtigt werden müssen. Da ich eventuell beabsichtige, auf die morphologischen Vorgänge beim Membranwachstum zurückzukommen, hoffe ich Gelegenheit zu haben, das Versäumte nachzuholen.

einschlüsse“. Die zur Illustration beigegebenen Abbildungen habe ich hier in Fig. 22 und 23 reproduziert. Fig. 22 stellt eine Zelle aus dem Dermatogen des Vegetationspunktes (oberhalb der ersten sichtbaren Blattanlage) dar, Fig. 23 zwei Zellen aus der meristematischen Basis eines 1 mm langen Blattes, von denen die eine bei hoher, die andere bei tiefer Einstellung gezeichnet ist. Die grünliche Farbe der Körner habe ich bei der Reproduktion aus Sparsamkeitsgründen durch eine graue ersetzen lassen. Stärkeeinschlüsse sind nur in der rechten Zelle der Fig. 23 in wenigen Körnern wahrzunehmen.

Zum Überfluss hat Lewitsky (1911, 2, S. 699) ausserdem bereits konstatiert, dass die Vorstadien der Chloroplasten in „sehr jungen“ Blättern von *Elodea* „ganz verschieden von der Darstellung und den Figuren von A. Meyer“ sind. „Die meisten Chloroplastenanlagen“, sagt Lewitsky, „sind hier länglich, stäbchenförmig, einige lang-hantelförmig, mit anderen Worten: sie zeigen dieselben Formen, welche ich schon für die jüngsten Stadien der Chloroplastenentwicklung in dem Scheitelmeristem der Keimlingsstengel von *Asparagus officinalis* mit Benda-Meves'scher Methode festgestellt hatte“

Ebensowenig wie die „Trophoplasten“ bei *Elodea* können diejenigen, welche A. Meyer in 2 dem langen Blättern von *Allium cepa* beschrieben hat, als Plastochondrien angesprochen werden.

Wie Schimper und A. Meyer nach Guilliermond, so soll nun auch Mikosch (1885) nach Lewitsky (1910, S. 545) die „jüngsten Stadien der Chloroplastenentwicklung“ „schon längst“ gesehen haben. Meiner Überzeugung nach ist auch dies nicht zutreffend.

Die Beobachtungen von Lewitsky bei *Asparagus* zeigen nach ihm selbst „eine unzweideutige Übereinstimmung mit den betreffenden Angaben von Mikosch für *Allium* und *Galanthus*“. „Die ersten wahrnehmbaren Anlagen der Chlorophyllkörner (Etiolinkörner) an der Basis der jungen Blätter¹⁾ der genannten Pflanzen sind nach Mikosch auch spindel- oder stäbchenförmig (s. Fig. 12, 18, 19, 21), „mitunter von ganz eigentümlicher Gestalt“

¹⁾ Von mir gesperrt.

(s. Fig. 19), d. h. verschieden und unregelmässig, ganz wie die oben beschriebenen Chondriokonten, gebogen (Fig. 20).“

Mikosch hält nun aber in seiner 1885 erschienenen Abhandlung gegenüber Schimper und A. Meyer an der Ansicht fest, dass die Chlorophyllkörper einem im Zellplasma vor sich gehenden Differenzierungsprozess ihre Entstehung verdanken. In Übereinstimmung damit konnte er bei *Allium* in Meristemzellen an der Basis von ganz jungen Blattanlagen (5 mm Länge) trotz eifrigen Bemühens keine differenzierten Plasmakörper auffinden. „Schreitet man in der Untersuchung genannter Blätter höher hinauf, so erscheinen erst in der zweiten Hälfte¹⁾ gegen die Spitze zu gelb oder grün gefärbte, meist spindel- oder stäbchenförmige Körper, welche teils dem Wandbeleg (Fig. 12)²⁾, teils der zentralen Plasmatasche (Kerntasche) angehören.“ Nach Mikosch ist anzunehmen, „dass alle diese Chlorophyllkörner an Ort und Stelle entstanden sind“.

Von *Galanthus nivalis* hat Mikosch „der vorgerückten Jahreszeit wegen“ ganz junge Blattanlagen überhaupt nicht untersuchen können, sondern musste sich bereits $2\frac{1}{2}$ —3 cm langer Blätter bedienen. „Natürlicherweise“, sagt er, „ist daselbst das Meristem der Blattbasis in seiner Entwicklung schon ziemlich weit und findet man daher auch überall, an der Basis wie an der Spitze, differenzierte Plasmakörper im hyalinen Wandbeleg sowie in der zentralen Kerntasche. In der Blattbasis sind diese Körper farblos, ganz schwach konturiert, stets spindelförmig (Fig. 19)³⁾, mitunter von ganz eigentümlicher Gestalt (Fig. 20)⁴⁾, nehmen in älteren Gewebsschichten schärfere Konturen an, färben sich dort gelb oder grün.“

Nach den Erfahrungen, welche ich selbst bei *Tradescantia* gemacht habe, möchte ich nun aber stark bezweifeln, dass man in Meristemen so alter Blätter, wie Mikosch sie von *Galanthus* untersucht hat, von $2\frac{1}{2}$ —3 cm (!) Länge, noch undifferenzierte Plastosomen antrifft. Es kann sich meines Erachtens höchstens um Stadien der Chloroplastenentwicklung gehandelt haben, welche etwa meiner Fig. 15 von *Tradescantia* entsprechen.

¹⁾ Von mir gesperrt

²⁾ Hier als Fig. 24 reproduziert.

³⁾ Vergleiche Fig. 25 hier.

⁴⁾ Vergleiche Fig. 26 hier.

Aus obigen Ausführungen ergibt sich, dass es falsch ist, wenn E. W. Schmidt in einem Sammelreferat (1912, 2, S. 709) schreibt: „So viel steht fest: Guilliermond, Forenbacher, Arnoldi, wie auch alle anderen Autoren, die über die Entstehung von Chloroplasten aus „Mitochondrien“ gearbeitet haben, brachten durch Anwendung der Mitochondrienfärbemethodik für die seit A. Meyer und Schimper bekannte Entwicklungsgeschichte der Chloro- und Leukoplasten eine übereinstimmende Bestätigung.“

In diesem Satz werden A. Meyer und Schimper Verdienste zugeschrieben, auf welche sie keinen Anspruch haben. Es kann keine Rede davon sein, dass die Entwicklungsgeschichte der Chloro- und Leukoplasten seit A. Meyer und Schimper bekannt gewesen wäre.

A. Meyer selbst hat 1911 geglaubt, das von Pensa und Lewitsky erhaltene Resultat, nach welchem die Chromatophoren von Chondriosomen oder Plastosomen abstammen, als „wohl sicher unrichtig“ bezeichnen zu dürfen. Zu diesem Ausspruch glaubt er sich, wie er schreibt, berechtigt, weil die von Schimper und ihm „gleichzeitig und unabhängig voneinander gemachten sorgfältigen Beobachtungen“ zu dem Schluss geführt hätten, dass die Chromatophoren nur durch Teilung aus anderen Chromatophoren entstehen.

Für die kritische Bewertung der Chondriosomen wäre nach A. Meyer zunächst die Frage zu prüfen, welche uns schon bekannten Gebilde nach der Methode von Benda-Meves gefärbt würden; zweitens, „ob die uns noch unbekannten Gebilde, welche vielleicht durch diese Methode sichtbar gemacht würden, alle unter sich morphologisch, mikrochemisch, physiologisch usw. gleichwertig wären, so dass es gestattet wäre, einen Namen für sie anzuwenden“.

Wollte man den neu aufgestellten Satz über die Entwicklungsgeschichte der Chromatophoren beweisen, so hätte man nach A. Meyer zu untersuchen, „wodurch man die Chondriosomen von den kleinsten bekanntermassen körnig oder spindelförmig oder fadenförmig erscheinenden Chromatophoren unterscheiden könne“, und ob Übergänge zwischen den Chondriosomen und Chromatophoren wirklich vorkommen.

Am Schluss seines Artikels erklärt A. Meyer nochmals, „infolge seiner genauen Kenntnis der Chromato-

phoren“ überzeugt zu sein, dass die Annahme von Lewitsky unrichtig sei; da er sich aber nicht unnötig auf das von diesem Autor in Angriff genommene Gebiet begeben möchte, so gedenke er vorläufig keine Untersuchungen über die Chondriosomen vorzunehmen, es vielmehr Lewitsky zu überlassen, Beweise für den von ihm ausgesprochenen Satz zu erbringen.

Einen in gleicher Weise ablehnenden Standpunkt hat A. Meyer auch in seinem 1915 in neuer Auflage erschienenen „ersten mikroskopischen Praktikum“ eingenommen, in welchem er (S. 174) die irrtümliche Behauptung wiederholt, dass die Chromatophoren „wie die Zellkerne“ Organe der Zelle seien, „welche sich nur durch Teilung vermehren, niemals neu entstehen¹⁾“.

Die Gegnerschaft von A. Meyer und E. W. Schmidt, welcher ihm sekundiert, kann nun aber nicht ins Gewicht fallen, da beide Autoren, wie Guilliermond (1914, 2, S. 284) zutreffend bemerkt hat, keine neuen Beobachtungen gemacht haben und lediglich auf Grund ihrer vorgefassten Meinungen argumentieren.²⁾

Wenn A. Meyer fragt, wodurch sich die Chondriosomen von den „kleinsten bekanntermassen körnig oder spindelförmig oder fadenförmig erscheinenden Chromatophoren“ unterscheiden, so will ich hier nochmals hervorheben, dass die von Schimper als Chloroplastenanlagen beschriebenen Körner, sofern sie nicht überhaupt metaplasmatischer Natur sind, keine Mitochondrien oder Plastochondrien, sondern junge Chloroplasten darstellen, welche sich von den bei denselben Pflanzen in den jüngsten Meristemzellen vorkommenden Plastosomen schon äusserlich durch Kaliber- und meistens auch durch Formenverhältnisse³⁾ unterscheiden. Die Körner, welche A. Meyer bei *Elodea* gefunden hat, sind bereits grün gefärbt und können schon aus diesem Grunde keine Plastochondrien sein. Auch Mikosch hat nach meiner Über-

¹⁾ Von mir gesperrt.

²⁾ Anm. bei der Korrektur. Seitdem ich die vorliegende Abhandlung in den Druck gegeben habe, ist zu dem hier behandelten Thema in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. 34, Heft 3, 1916 unter dem Titel „Die Allinante“ eine neue Mitteilung von A. Meyer erschienen, auf welche ich ebendort in Heft 5 geantwortet habe.

³⁾ Anm. bei der Korrektur. Im Vegetationspunkt von *Tropaeolum maius*, bei welchem Schimper kugelige Leukoplasten als Chloroplastenanlagen beschreibt, sind die Plastosomen, wie ich inzwischen festgestellt habe, ebenfalls in Form von Fäden vorhanden.

zeugung in den spindel- oder stäbchenförmigen Gebilden, welche er in $2\frac{1}{2}$ —3 cm langen Galanthusblättern beschreibt, keine Plastosomen vor sich gehabt.

Ausser durch Kaliber- und meistens auch durch Formenverhältnisse unterscheiden sich die jungen Chloroplasten, wie Lewitsky (1910, S. 544) und Guilliermond (z. B. 1914, 2, S. 287) bemerken, von den Plastosomen dadurch, dass sie durch Mittel konserviert werden, welche die Plastosomen zerstören. Im übrigen liegt es in der Natur der Sache, dass eine scharfe Abgrenzung der jungen Chloroplasten gegen die Plastosomen, aus denen sie hervorgehen, nicht möglich ist.

Es ist aber trotzdem gänzlich unzutreffend, wenn E. W. Schmidt am Schluss seines zweiten Sammelreferates (1912, 2) zu dem Ergebnis kommt, „dass das, was als ‚pflanzliche Mitochondrien‘ oder ‚Chondriosomen‘ beschrieben worden ist, wechselnd gestaltete Chromatophoren in den verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung gewesen sind“. Wir wissen heute, dass aus den Plastosomen ausser den Chromatophoren noch viele andere Dinge, wie z. B. Sekretkörner oder Muskelfibrillen, hervorgehen. Man könnte also auch mit demselben Recht die Behauptung aufstellen, dass das, was als Chondriosomen oder Plastosomen beschrieben worden ist, Sekretkörner oder auch Muskelfibrillen „in den verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung“ gewesen seien. Mit solchen Formulierungen, wie derjenigen von E. W. Schmidt, vermag man das Neue, das die Plastosomenlehre gebracht hat, nicht aus der Welt zu schaffen.

Die Entstehung der Chloroplasten aus Plastosomen ist bei höheren Pflanzen mit Hilfe der neueren Methoden so leicht festzustellen, dass jeder, der sich in die Technik hinreichend eingearbeitet hat, am geeigneten Objekt zu einer Bestätigung kommen muss. Wenn Rudolph (1912) dazu bei dem von Lewitsky untersuchten *Asparagus officinalis* nicht im Stande war, sondern für das wahrscheinlichste erklärt, dass Chromatophoren und Chondriosomen Gebilde verschiedener Natur sind und dass kein genetischer Zusammenhang zwischen ihnen besteht, so möchte ich mit Guilliermond (1914, 2) annehmen, dass seine Studien nicht gründlich genug gewesen sind. Das gleiche dürfte für Sapěhin (1915) zutreffen, welcher erklärt, auf Grund seiner Beobachtungen an Samenpflanzen (darunter ebenfalls Aspa-

ragus) nicht zwischen den bestehenden Ansichten entscheiden zu können.

Ob die Chromatophoren bei niederen Pflanzen, speziell bei Moosen, wie Sapěhin (1913, 1915) und Scherrer (1913, 1914) angeben, nur durch Teilung anderer Chromatophoren entstehen, ist eine Frage, die ich bisher nicht untersucht habe. Ich muss es aber auf das bestimmteste zurückweisen, wenn Scherrer aus seinen Beobachtungen bei *Anthoceros* folgern will, „dass den Chondriosomen auch bei den höheren Pflanzen jedenfalls nicht die Rolle von Chromatophorenbildnern zukommen kann“. „Wir anerkennen zwar“, schreibt Scherrer (1914, S. 23 unten), „den in allen diesbezüglichen Arbeiten enthaltenen, theoretisch interessanten Gedanken von der Einheit in fundamentalen Lebensprozessen“ „Das Unbewiesene in der von Meves u. a. angestrebten Ausnützung der tierischen Chondriosomen als Anlagesubstanz spricht aber entschieden gegen eine Herleitung der Chromatophoren höherer Pflanzen von Chondriosomen, da diese Annahme weniger auf Tatsachen als vielmehr auf reine Analogie mit dem Tierreich sich gründet, was aus zahlreichen Arbeiten klar hervorgeht.“ Ich bemerke demgegenüber, dass die Entstehung der Chloroplasten aus Plastosomen bei den höheren Pflanzen keine „Annahme“, sondern eine feststehende Tatsache ist, welche die theoretischen Anschauungen, die ich 1908, 1 über die Bedeutung der Plastosomen als Anlagesubstanz geäußert habe, in glänzender Weise bestätigt.

Sapěhin (1915) ist durch seine Untersuchungen ebenfalls zu dem „kategorischen Schluss“ geführt worden, dass „die Plastide und das Chondriom“ bei den Moosen „voneinander unabhängig“ sind. Hiergegen vermag ich einstweilen nichts einzuwenden. Wenn er aber weiter erklärt, diesen Schluss „auf Grund einfacher logischer Betrachtungen“ auch auf die Samenpflanzen ausdehnen zu müssen, in deren Meristemen die Plastiden und die Chondriosomen ebenfalls unabhängig voneinander vorhanden und nur infolge Ähnlichkeit ihrer äusseren Formen nicht genügend klar zu unterscheiden seien, so muss ich dem eine entschiedene Verneinung entgegensetzen.

Guilliermond (1914, 2, S. 299) hält die Sapěhinschen und Scherrerschen Beobachtungen bei den Moosen für zutreffend, ist aber der Ansicht, dass sie sich vollständig mit den

Resultaten, die von Pensa, Lewitsky, ihm selbst und anderen bei Phanerogamen gewonnen sind, in Einklang bringen lassen: näheres darüber bitte ich bei ihm selbst nachzusehen.

IV. Allgemeine Betrachtungen.

Im Anschluss an meine Untersuchungen möchte ich hier noch einige allgemeine die Plastosomen betreffende Fragen unter spezieller Berücksichtigung der pflanzlichen Zelle erörtern, wobei ich es nicht vermeiden kann, Äusserungen aus meinen früheren Schriften zu wiederholen.

Unter den Einschlüssen von sehr verschiedener Art, welche in der flüssigen oder halbflüssigen Grundsubstanz des pflanzlichen Cytoplasmas vorkommen, wie Plastosomen, Chromatophoren, Stoffwechselprodukten, Zellsaftvakuolen etc., stehen die Plastosomen an Bedeutung obenan. Sie finden sich konstant in den Ei- und Samenzellen,¹⁾ den Embryonen und Vegetationspunkten. In vielen Zellen der fertigen Pflanzengewebe bleiben sie als solche, wenn auch häufig nur zum Teil erhalten, in anderen dagegen werden sie nach meiner Meinung (vergl. oben S. 267) sämtlich zu paraplasmatischen Bildungen (z. B. Chloroplasten) aufgebraucht. Die gleiche Ansicht habe ich für tierische Zellen schon früher (z. B. 1910, 2, S. 655) ausgesprochen.

Die Tatsache, dass die Plastosomen als solche in Zellen des ausgewachsenen Körpers fehlen können, hindert nun aber nicht, dass sie, soweit sie vorhanden sind, kontinuierlich existierende Zellbestandteile darstellen, welche nicht spontan in der Zelle entstehen, sondern nur wachsen und sich teilen und welche von einer Zellgeneration auf die andere übertragen werden. Diese

¹⁾ Über das Vorkommen von Plastosomen an pflanzlichen Spermien hatte bisher nur Retzius berichtet, welcher 1906 ein „Nebenkernorgan“ an den Spermien von *Fucus* beschrieben hat; die Existenz dieses Nebenkernorgans wird von Kylin (Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Jahrg. 34, 1916, S. 200) mit Unrecht in Abrede gestellt. Ich selbst habe neuerdings gefunden, dass der aus dem Kern hervorgegangene mittlere Teil des noch nicht völlig reifen *Chara* spermiums eine sehr deutliche Querstreifung aufweist, welche durch ihm auflagernde Reifen plastosomatischer Natur bedingt wird. Am reifen Spermium vermochte ich von dieser Querstreifung nichts wahrzunehmen; vergl. hierzu einen Passus auf S. 308–309, in dem nachträglichen Zusatz zu der Anmerkung, welche auf S. 306 beginnt. Näheres über meine Befunde beabsichtige ich binnen kurzem mitzuteilen.

Annahme wird von Altmann (1890), mir selbst (z. B. 1908 und 1910, 2, S. 654), Duesberg (z. B. 1912, S. 766) und anderen vertreten. Von Botanikern hat sich Guilliermond (1914, 1) in gleichem Sinne geäußert.

In sich teilenden Pflanzenzellen kann man mittels starker saurer Fixierung in der Grundsubstanz Fäden nachweisen, welche keine Plastokonten sind, sondern „Kinoplasmafasern“ (Strasburger 1897), das sind Fäden, welche besonders in die Teilungsvorgänge eingreifen. Sie treten im Beginn der Mitose, häufig schon zu einem verhältnismässig frühen Zeitpunkt, auf. Nach Ablauf der Mitose werden sie wieder unkenntlich.

Letztere Tatsache ist mit Bezug auf die Nomenklatur der von mir als Plastosomen bezeichneten Gebilde von Wichtigkeit.

Statt der Ausdrücke Plastochondrien, Plastokonten, Plastosomen verwendet man nämlich heute meistens noch die Bezeichnungen Mitochondrien, Chondriokonten, Chondriosomen. Den Namen Mitochondrien oder „Fadenkörner“ hat Benda vorgeschlagen und ausschliesslich damit begründet, dass es sich dabei um Körner handle, welche innerhalb von „Plasmafäden“, während der Mitose innerhalb der Polstrahlen, gelegen seien.

Diese Anschauung ist nun aber, wie ich mehrfach ausgeführt habe, unzutreffend. Während des Ruhezustandes kennt man in der Pflanzenzelle weder „Kinoplasmafasern“ noch überhaupt, mit wenigen Ausnahmen, irgendwelche Plasmafäden, abgesehen von eventuell vorhandenen Plastokonten. Dagegen hat man in der tierischen Zelle, besonders nach starker saurer Fixierung, aus feinen „Plasmafäden“ bestehende Netz- oder Gerüstwerke beschrieben, welche möglicherweise zum Teil vital präformiert sind. Ich habe aber a. a. O. (1912, 1914, 2) den Nachweis geführt, dass eine Lage der Plastosomen innerhalb dieser Gerüstfäden gänzlich ausgeschlossen ist. Bei sich teilenden Pflanzen- und Tierzellen kann gleichfalls keine Rede davon sein, dass die Plastosomen hier innerhalb der Fäden der Strahlungen gelegen seien.

Tatsächlich sind auch wohl nur ausserordentlich wenige unter den zahlreichen Autoren, welche von „Mitochondrien“ sprechen, geneigt, eine „intrafilare“ Lage derselben anzunehmen.

Ich selbst habe den Ausdruck Mitochondrien, als ich ihn 1900 (S. 554) von Benda zur Bezeichnung der Körner übernahm, die ich unabhängig von ihm in tierischen Samenzellen aufgefunden

hatte, durch den Hinweis zu rechtfertigen gesucht, dass die „Mitochondrien“ oder „Fadenkörner“ sich zu Fäden aneinanderreihen oder zu Fäden auswachsen können. Diese meine frühere Art der Begründung des Namens haben neuerdings (1914) Benda und Scherrer zu der ihrigen gemacht. Benda hält dabei aber auch heute noch an seiner alten, von mir als irrtümlich erwiesenen Vorstellung fest, dass die in Rede stehenden Gebilde (nicht nur die Körner, sondern auch die Fäden!) in „Plasmafäden“ eingelagert seien, wenn er nunmehr auch zugibt, dass „Mitochondrien auch in nicht fädig differenziertem Protoplasma vorkommen“. Zur Vermeidung von Konfusion möchte ich daher empfehlen, von dem Gebrauch des Ausdrucks Mitochondrien (und meiner Weiterbildungen Chondriokonten, Chondriosomen, Chondriom) abzusehen und dafür die Bezeichnungen Plastochondrien, Plastokonten, Plastosomen zu benutzen, welche meines Erachtens auch aus anderen Gründen vorzuziehen sind. Der Name Plastosomen ist auf botanischem Gebiet für die in Rede stehenden Gebilde allein schon durch die Beziehung derselben zu den Chromatophoren gerechtfertigt. Er fügt sich ausserdem den Terminis Leuko-, Chloro- und Chromoplasten in glücklichster Weise an. Dem Sinne nach stimmt er mit dem Ausdruck „Plastiden“¹⁾ überein und deckt sich damit zum Teil sogar sachlich, wenn man, wie Wiesner (1906, S. 367) diese letztere Bezeichnung den (bis Pensa [1910] und Lewitsky [1910] unentdeckt gebliebenen) „Chromatophorenanlagen“ vorbehält.

An dieser Stelle will ich nicht unterlassen zu erwähnen, dass es unter den Botanikern verschiedene Autoren gibt, welche die von der Plastosomenforschung festgestellten Tatsachen einer völlig absprechenden Kritik unterworfen haben. Diese Kritiken finden (ebenso wie diejenigen, welche von histologischer²⁾ und

¹⁾ Vergl. hierzu die Anmerkung auf S. 278.

²⁾ Die Angriffe, welche Retzius seit dem Jahre 1910 zu wiederholten Malen, zuletzt 1914, gegen die Plastosomen gerichtet hat, haben auf dem Gebiete der tierischen Cytologie trotz der umfangreichen Literatur, die sich über diese Gebilde angehäuft hat, fast nirgends Unterstützung gefunden. Beigestimmt hat ihnen Schreiner (1915), welcher sich der von Goldschmidt (1904) ausgehenden, auf unzureichenden Beobachtungen beruhenden Anschauung anschliesst, dass die Plastosomen nuklearer Herkunft seien oder mit anderen Worten „Chromidien“ darstellen. Letztere Ansicht ist von mir schon 1907, 1, S. 479 f. zurückgewiesen und seitdem fast allgemein als

zoologischer Seite ausgegangen sind) zum grössten Teil ihre Erklärung darin, dass ihre Urheber sich die zur Darstellung der Plastosomen nötige Technik nicht genügend angeeignet haben.

Das gilt z. B. von Lundegårdh (1910), welcher auf Grund von Präparaten, die für Plastosomenstudien gänzlich ungeeignet sind, nach Duesbergs Worten (1912, S. 858) „gegen alle auf die Plastosomen bezüglichen Beobachtungen zu streiten und ihnen jeden Wert abzusprechen sucht“.

Nach Löwtschin (1913) sollen die Plastosomen nicht von „Myelinformen“ zu unterscheiden sein. Da man nun aber einfache Körner, Stäbe oder Fäden doch nicht „Myelinformen“ (unter Anführungsstrichen) zu nennen pflegt, so möchte ich glauben, dass Löwtschin hauptsächlich durch die Fixierung oder anderweitig misshandelte Plastosomen zu Gesicht bekommen hat.

Wenn Lundegårdh (1914, S. 590) sich Löwtschin anschliesst und es für möglich erklärt, „dass die Mitochondrien zum Teil Emulgierungsphänomene in der lebenden Zelle darstellen“, so entnehme ich daraus, dass der schwedische Autor technisch seit 1910 keine Fortschritte gemacht hat.

A. Meyer (1911) hat überhaupt keine eigenen Unter-

unhaltbar erkannt worden. Schreiner hat nun aus der von ihm als „eindeutig und sachlich“ belobten Retziusschen Kritik (1914) den folgenden Satz zitiert: „Was in ihr (der Plastosomenlehre) richtig sein kann, ist nicht neu, und was in ihr als neu erscheint, ist nicht richtig, aber unklar und schwankend.“ Da die Mitteilung von Schreiner erschienen ist, nachdem meine „Antwort an Retzius“ (1914, 2) bereits längere Zeit vorlag, sehe ich mich genötigt, zu dem angeführten Satz nochmals zu konstatieren, zunächst, dass Retzius für die Feststellung der unzweifelhaft richtigen Tatsache, dass in der Plastosomenlehre nicht alles neu ist, in keiner Weise in Betracht kommt; der Nachweis, dass die „Mitochondrien“ mit den Fäden Flemmings von 1882 und den Granulis von Altmann substantiell identisch sind, ist von mir erbracht worden, bevor Retzius sich überhaupt zu den Plastosomen kritisch geäußert hatte. Die Behauptung von Retzius, dass das, was in der Plastosomenlehre „als neu erscheint“ (!), nicht richtig sei, lasse ich getrost auf sich beruhen. Was aber den Vorwurf anlangt, dass das Neue in der Plastosomenlehre „unklar und schwankend“ sei, so habe ich schon 1912, S. 92 f. und 1914, 2 gezeigt, dass die Unklarheit auf Seiten von Retzius ist, welcher die Plastosomen andauernd mit den Fäden der Strahlungen und der in vielen tierischen Zellen möglicherweise *intra vitam* vorkommenden Gerüste zusammenwirft. Dagegen betrachte ich selbst (1915, 2, S. 289) gerade als ein „Hauptergebnis meiner Arbeit“, dass sie es mir ermöglicht hat, „in das Chaos der Lehre von der Protoplasmastruktur etwas Ordnung hineinzubringen“.

suchungen über Plastosomen angestellt.¹⁾ Das hindert ihn aber nicht, zu behaupten, dass wir nicht das geringste Recht hätten, die nach der Methode Benda-Meves gefärbten Gebilde ohne weiteres als morphologisch und physiologisch gleichwertig anzusehen, und weiter (1911, S. 159 und 1915, S. 233), dass die Körner und Fäden, welche ich 1904 in Tapetenzellen der Antheren von *Nymphaea* beschrieben habe, „sicher ganz andersartige Gebilde“ seien als die Chondriosomen des Hühnerembryo oder als die Mitochondrien der tierischen Samenzellen. Er fährt dann im „ersten mikroskopischen Praktikum“ (1915, S. 232) folgendermassen fort: „Alle die weiter bei den Pflanzen mit der genannten Methode durch Lewitsky, Guilliermond und andere nachgewiesenen körnchen- oder fädchenförmigen Gebilde sind ebenfalls sicher²⁾ verschiedenartiger Natur. Ein Teil derselben sind Chromatophoren, andere sind wohl ergastischer Natur. Es muss noch genauer nachgewiesen werden, was sich unter diesem Sammelnamen verbirgt.“

Dieses von A. Meyer abgegebene Urteil darf als gänzlich unzutreffend bezeichnet werden. Unsere Überzeugung von der Homologie der Gebilde, welche wir als Chondriosomen oder Plastosomen ansprechen, gründet sich darauf, dass ihr morphologisches Aussehen, ihr Verhalten gegen zahlreiche Reagentien und Färbungsmittel, die Rolle, welche sie bei der Bildung der Differenzierungsprodukte spielen, in tierischen und pflanzlichen Zellen völlig gleich ist. Ein Beweis für die Identität der tierischen Plastosomen ist ferner, wie besonders Duesberg (1912) betont hat, dadurch geliefert worden, dass man sie vom befruchteten Ei durch die ersten Blastomeren bis zu den Embryonalzellen und den Zellen des erwachsenen Körpers kontinuierlich hat verfolgen können; diese Kontinuität wird sich unschwer auch bei den Pflanzen feststellen lassen. Will man die Vergleichbarkeit tierischer und pflanzlicher Plastosomen bestreiten, so kann man es nach Guilliermond (1914, 2, S. 23) ebensogut mit derjenigen der Kerne tun.

Wenn A. Meyer daher die Bezeichnung Chondriosomen einen Sammelnamen nennt und fordert, es müsse genauer nachgewiesen werden, was sich darunter verbirgt, so möchte ich

¹⁾ Vergleiche hierzu die Anmerkung 2 auf S. 289.

²⁾ Von mir gesperrt.

meinerseits wünschen, dass der Marburger Botaniker selbst damit den Anfang macht und diesen Dingen endlich einmal durch eigene Untersuchungen näher tritt,¹⁾ statt dass er weiter wie bisher versucht, sicher richtige Tatsachen, ohne sie nachgeprüft zu haben, als „sicher unrichtig“ hinzustellen. Gewiss gibt es Fälle, wie ich hier in der Einleitung und schon früher wiederholt (z. B. 1907, 1, 1912) betont habe, in denen man körnige Plastosomen schwer oder einstweilen überhaupt nicht von Körnern metaplasmatischer Natur unterscheiden kann, und es steht sogar fest, dass beide Arten von Elementen schon wiederholt verwechselt worden sind; das berechtigt aber A. Meyer durchaus nicht, sich in der Weise, wie er es getan hat, über die Chondriosomen oder Plastosomen auszusprechen.

E. W. Schmidt, welcher die Plastosomen ebensowenig wie A. Meyer studiert zu haben scheint, hat über diese Gebilde in zwei Sammelreferaten (1912, 1 und 2) wesentlich im Sinne von A. Meyer berichtet, wobei es ihm passiert, dass er eine Untersuchung wie diejenige von Lundegårdh (1910), von welcher Guilliermond später (1914, 2, S. 286) mit Recht geurteilt hat, dass sie nur „ganz mangelhaft durchgeführt“ sein kann, als eine kritische Leistung wertet, die „erst einiges Licht in das Dunkel der Mitochondrienfrage trägt“ (!).

Sapëhin (1915) stimmt mit Arnoldi (1913) überein, welcher gesagt hat, dass unter dem Namen Mitochondrien „alle möglichen, was Entstehung und Funktion anlangt, verschiedenen Bildungen zusammengeworfen werden“. Für Sapëhin und Arnoldi selbst ist diese Behauptung nun allerdings ohne weiteres als zutreffend zuzugeben. Betrachtet man die Abbildungen von Sapëhin (1915), so erhält man den Eindruck, der durch die Darlegungen dieses Autors bestätigt wird, dass ihm eine scharfe Hervorhebung der Plastosomen und Abtrennung von anderen Zellbestandteilen nicht gelungen ist. Arnoldi aber hat wahrscheinlich „Mitochondrien“ überhaupt nicht zu sehen bekommen.

Für die Beschäftigung mit den Chondriosomen oder Plastosomen gilt eben leider noch immer, was Benda (1903, S. 746) geschrieben hat: dass Geduld und Opferfreudigkeit zunächst noch „unbedingte Voraussetzung“ dafür sind. „Die Untersuchungen

¹⁾ Anmerkung bei der Korrektur. Dieser Wunsch ist mir inzwischen erfüllt worden; vergleiche die Anmerkung 2 auf S. 289.

sind zeitraubend und die Resultate unsicher. Es ist die noch nicht ganz überwundene Unzuverlässigkeit der Methoden, die dem gewiss nicht fehlenden guten Willen, ein so wenig beackertes Feld zu bebauen, einen natürlichen Hemmschuh anlegt.“ Dadurch ist das Studium dieser Zellbestandteile, schloss Benda damals, „bisher zu einem mit Misstrauen und Zurückhaltung betrachteten Wagnis weniger gestempelt“ worden.

Mehr als über die bisher behandelten Punkte kann es über die Bedeutung der Plastosomen Meinungsverschiedenheiten geben.

Die Erörterung dieser Frage beginne ich mit dem Hinweis, dass ein so objektiver und kritisch-nüchterner Beurteiler wie Flemming schon vor mehr als 30 Jahren (1882) eine „Hypothese von Wahrscheinlichkeit“ genannt hat, dass in den Fäden (Plastokonten), welche er in lebenden Zellen der Salamanderlarve beobachtet hatte, „die wesentlichen Kräfte ihren Sitz haben, auf denen das Leben beruht“. Einen wie hohen Wert Altmann (1890) seinen „Granulis“, unseren Plastochondrien, beilegte, geht daraus hervor, dass er sie — allerdings irrtümlicher Weise — als selbstlebende Einzelorganismen, die Zelle als eine Kolonie oder ein symbiotisches Aggregat von solchen angesehen hat. Flemming ist ferner bereits der Meinung gewesen, dass die „Fila“ den Muskel- und Nervenfibrillen, den Bindegewebsfasern usw. Ursprung geben. Altmann (1890), Metzner (1890), L. und R. Zoja (1891) u. a. haben angenommen, dass die verschiedensten Stoffwechselprodukte (Fett, Sekret- und Dotterkügelchen, Pigmentkörnchen) durch Umwandlung der „Granula“ entstehen. Ich selbst bin 1908 (zu einer Zeit, wo ich die Identität zwischen Plastokonten und Flemmingschen Fäden von 1882 bereits festgestellt, diejenige zwischen Plastochondrien und Altmannschen Körnern nur vermutet, aber noch nicht nachgewiesen hatte) auf Grund direkter Beobachtungen an Wirbeltierembryonen zu dem Resultat gekommen, mit welchem ich, wie sich mir hinterher herausgestellt hat, die Meinungen von Flemming und Altmann vereinigt habe: dass die Plastosomen den verschiedensten Differenzierungen, welche im Lauf der Entwicklung auftreten, fibrillären sowohl wie chemischen, als materielles Substrat zugrunde liegen.

Man wird mir glauben, dass es nicht in meiner Absicht gelegen hat, die Gültigkeit dieses Satzes auf tierische Zellen beschränken zu wollen.

Heute ist nun bereits durch die Untersuchungen von Pensa, Lewitsky, Guilliermond, Forenbacher und Maximow, denen ich mich auf Grund meiner eigenen hier mitgeteilten Beobachtungen anschliesse, für die pflanzlichen Plastosomen der Nachweis erbracht worden, dass sie sich in Chromatophoren umwandeln; besonders Guilliermond hat ferner gezeigt, was ich hier gleichfalls bestätigt habe, dass die Plastosomen auch direkt Stärke bilden können. Lewitsky hat denn auch schon 1910, S. 542 seine Ansicht dahin ausgesprochen, dass die Chondriosomen oder Plastosomen im Pflanzenreich als ebensolche Bildungs- oder Differenzierungsgranula wie im Tierreiche betrachtet werden müssen; in ähnlicher Weise hatten sich kurz vorher auch Duesberg und Hoven (1910) geäußert.

In der Tat konnte durch weitere Untersuchungen festgestellt werden, dass die Rolle der Plastosomen in der pflanzlichen Zelle sich keineswegs „auf die Herstellung von Chlorophyll, Stärke und von Xanthophyll- und Carotinpigmenten beschränkt“ (Guilliermond, 1914, 2, S. 301), sondern dass noch mannigfache andere Zellbestandteile aus den Plastosomen ihren Ursprung nehmen.

Aus den Arbeiten von Guilliermond (zuerst 1913, 1) geht hervor, dass auch die „Phenolkörper und Anthozyanpigmente, die man in den Vakuolen vieler höherer Pflanzen findet“, das Produkt einer Lebenstätigkeit der Plastosomen sind.

Sodann ist von Guilliermond (1913, 2) und Lewitsky (1913) gezeigt worden, dass die Plastosomen bei Pilzen als Bildner von Reservestoffen tätig sind, deren chemische Beschaffenheit bisher nicht aufgeklärt werden konnte (*corpuscules metachromatiques* von *Pustularia* nach Guilliermond, „gelbe Sphären“ von *Albugo* nach Lewitsky).

Ich selbst habe eine Metamorphose von Plastokonten in Sekretkörner, deren Natur mir gleichfalls unbekannt geblieben ist, bei der Luftwurzel von *Hartwegia* (*Chlorophytum*) in denjenigen Meristemzellen des Zentralzylinders beobachtet, aus denen die Siebröhren hervorgehen; ein ausführlicher Bericht darüber befindet sich im Druck.

Eine Beobachtung, welche für eine Beteiligung der Plastosomen beim Wachstum der Zellmembran spricht, habe ich oben S. 285 mitgeteilt; man vergleiche ausserdem die Anmerkung 2 auf derselben Seite.

Von weiteren Stoffen, welche bei Pflanzen möglicherweise durch Umwandlung von Plastosomen entstehen, möchte ich auf Grund der Angaben, welche von tierischen Zellen vorliegen, Fett und Öl namhaft machen.

Als „Ort der Fettbildung“ sind die tierischen Plastosomen von Altmann (1890), Metzner (1890), Krehl (1890), L. und R. Zoja (1891), neuerdings von Dubreuil (1911), Hoven (1911, 1912) und verschiedenen anderen bezeichnet worden. Wir wissen nun bereits, dass in der Pflanzenzelle die Chloroplasten, das sind also Derivate der Plastosomen, „zur Ölbildung befähigt“ sind. Da diese ebenfalls Stärke bilden können, die Stärke aber auch aus den Plastosomen direkt entsteht, so kann man schon aus diesem Grunde vermuten, dass das gleiche mit dem Öl der Fall ist. Von den „Elaioplasten“, „plasmatischen Organen“, in denen sich das Öl zuweilen „vorwiegend bildet und ansammelt“, liegt die Annahme nahe, dass sie ihrerseits von Plastosomen abstammen.

Auf tierischem Gebiet besitzen wir ferner über die Entstehung von Schleimgranulis aus „Protoplasmakörnchen“ eine ansehnliche Literatur, welche Metzner bis zum Jahre 1907 zusammengestellt hat. Die Botaniker sind nun aber grösstenteils zu dem Resultat gekommen, dass die Pflanzenschleime durch eine Metamorphose der Zellmembran entstehen. Die Schleimbildung würde also in diesem Fall von den Plastosomen nur indirekt und nur unter der Bedingung abhängig sein können, dass die Zellmembran zu den genannten Gebilden in genetischer Beziehung stünde¹⁾. Das gleiche würde von der Harzsekretion

¹⁾ Bei einer gelegentlichen Untersuchung der Schleimzotten von *Rumex Patientia* konnte ich die von Hanstein (1868) gegebenen Bilder, welche für eine Entstehung des Schleims durch Umwandlung der „subkutikularen“ Schichten der Zellmembran sprechen, bestätigen, ausserdem aber feststellen, dass die Zellen dieser Schleimzotten mit körnchen- und stäbchenförmigen Plastosomen vollgepfropft sind. Ferner machte ich beim Studium der aus zwei Lagen von Zellen bestehenden Achselschuppen oder Intravaginalschuppen von *Elodea canadensis*, welche nach Schilling (1894, S. 336) „zur Bildung von Schleim dienen“ (es handelt sich um dasselbe Objekt, welches Lewitsky

gelten, wenn es sich bestätigen sollte, dass sie „ohne Mithilfe des Plasmas“ in der „resinogenen“ Membran (Tschirch, 1900) vor sich geht.

Für die letztgenannten und andere Stoffe der pflanzlichen Zelle muss nun freilich erst bewiesen werden, dass sie tatsächlich unter direkter oder indirekter Beteiligung von Plastosomen entstehen. Wenn Scherrer aber (1914, S. 24) den Plastosomen eine Rolle bei den formativen Prozessen überhaupt abstreitet und sie, wie schon früher N ě m e c (1910), als „blosse Stoffwechselprodukte“ hinstellt, so wird doch wohl niemand, um mit Scherrer selbst (S. 24—25) zu reden, „im Ernst glauben“, dass „blosse Stoffwechselprodukte“ bei den Phanerogamen „zur Anlagesubstanz der Chromatophoren geworden sein“ könnten.

In der Erforschung der verschiedenen Umwandlungen, welche die Plastosomen der pflanzlichen Zelle durchmachen können, bietet sich weiteren Untersuchungen ein ausgedehntes Feld, das sich nach meiner Überzeugung als überaus fruchtbar erweisen wird.

Die Gebilde, welche durch Metamorphose der Plastosomen entstehen, sind zum Teil ebenfalls unzweifelhaft lebende Organe, wie z. B. die Chloroplasten; andere dagegen können an sich nicht als lebendig bezeichnet werden. Man kann aber vielfach auch an den letzteren chemische Umsetzungen und Wachstumserscheinungen wahrnehmen. Das gilt auch von solchen Plastosomen-derivaten, welche wie die Bindegewebsfasern der Wirbeltiere bei ihrer Entstehung aus der Zelle abgeschoben werden (Meves 1910, 1). Die Bindegewebsfasern behalten, wie schon Kollmann (1877), Flemming (1877 und später), v. Ebner und neuerdings zahlreiche andere geschlossen haben, die Fähigkeit des Wachstums bei.

Die Interzellulärsubstanzen, sagt Lukjanow (nach Lidforss, 1915, S. 267), „haben aus den Zellen jenen Lebenshauch mitgenommen, welcher die Zellen selbst belebt“.

(1911, 1) für seine „vergleichende Untersuchung über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen“ benutzt hat), folgende Beobachtung, welche vielleicht auf eine direkte Mitwirkung der Plastosomen bei der Schleimsekretion zu beziehen ist: ich fand auf bestimmten Entwicklungsstadien die Oberflächen der Zelleiber, merkwürdigerweise allerdings nur an denjenigen Seiten, welchen den Membranen zwischen beiden Zellagen zugekehrt sind, dicht mit Plastochondrien besetzt, welche eines unmittelbar neben dem anderen liegen.

Auf Grund des Gesagten erscheint es mir statthaft, in den Plastosomen und ihren lebendigen Derivaten die Träger der molekularen Organisation zu erblicken, welche Brücke in seiner viel zitierten Abhandlung (1861) als Substrat der hauptsächlichsten Lebensäußerungen des Protoplasmas gefordert hat. Ich weise ferner erneut darauf hin (vgl. auch Meves, 1915, I, S. 36), dass Delage schon 1895, S. 503 von Altmann gesagt hat, dass er in seinen Bioblasten in konkreter Form die bisher für unsichtbar gehaltenen Einheiten aufgezeigt habe, welche einer Reihe von Hypothesen über den Aufbau des Protoplasmas zu Grunde liegen: die physiologischen Einheiten von H. Spencer, die Keimchen von Darwin, die Idioplasmakörper Naegelis, die Pangene von de Vries, die Plasomen von Wiesner und andere.

In Übereinstimmung mit den Ideen, welche ich seit 1908 hinsichtlich der Bedeutung der Plastosomen vertrete, hat O. Schultze (der diese Gebilde Plasmosomen nennt; vgl. dazu oben S. 256) kürzlich (1916) als Ziel der Biologen, die sich mit der Lokalisationsfrage der Gestaltungs- und Betriebsfunktionen innerhalb des Protoplasmas beschäftigen, „nichts geringeres als den Nachweis“ bezeichnet, „dass alle die Teilchen, die als Dotterkörper den Embryo ernähren, die als kontraktile Teilchen die aktive Bewegung, die in den Neurofibrillen die Nervenleitung und in dem Stützgewebe dessen Funktion bedingen, in den Drüsen die Sekretion, im Darm die Resorption und als Chloroplasten den wichtigsten Assimilationsvorgang vermitteln, kurz alle Elementarindividuen in einfachen Urlebensträgern im Sinne der Entwicklungslehre an der Wurzel zusammenhängen.“ „Ein solcher Nachweis des mit dem lebendigen Mikrokosmos beschäftigten Mikroskopikers“, fährt er fort, „würde unser nach einfach-einheitlicher Auffassung der Naturerscheinungen strebendes Kausalitätsbedürfnis in ähnlicher Weise befriedigen, wie den Chemiker die Atomtheorie und den in die Mechanik des Makrokosmos vertieften Teleskopiker die Kant-Laplacesche Theorie der Genese der Himmelskörper.“

Es ist nun wohl ohne weiteres anzunehmen, dass Gebilde von derartiger Bedeutung wie die Plastosomen bei der Übertragung der erblichen Eigenschaften eine Rolle spielen müssen. Nach meiner Überzeugung kann für die Vererbung nicht

die Zelle in ihrer Totalität, wie z. B. Noll und Jensen wollen, sondern von Bestandteilen des Protoplasmas nur die plastosomatische Substanz als „Stirp“, „Idioplasmata“ oder „Keimplasma“ in Betracht kommen. Dafür lässt sich abgesehen von den Deduktionen Naegelis, durch welche die Notwendigkeit fester Teile für die Erbliehkeitsübertragung erwiesen wird, noch ein anderes sehr gewichtiges Argument anführen, auf welches ich schon wiederholt (zuerst 1913, S. 249) hingewiesen habe: die protoplasmatische Grundmasse der Samenbildungszelle findet beim Aufbau des Säugetierspermiums fast gar keine Verwendung, indem sie bis auf einen ganz minimalen Rest, welcher als äussere Hülle um das sogen. Verbindungsstück des Schwanzfadens zurückbleibt, abgeworfen wird. Sämtliche in der Samenbildungszelle vorhandenen Plastochondrien dagegen vereinigen sich, um eine den Schwanzfaden im Bereich des Verbindungsstücks umgebende innere Scheide zu bilden; in den abgeworfenen Cytoplasmaballen gelangt kein einziges von ihnen hinein.

Die meisten Autoren halten nun ja allerdings heute noch an dem „unerwiesenen Axiom“ (Pfeffer) fest, dass der Kern der alleinige Vererbungsträger sei. Diese Lehre ist in den letzten Jahrzehnten hauptsächlich auf Grund der meiner Ansicht nach irrthümlichen van Beneden-Rabl-Boverischen „Individualitätshypothese der Chromosomen“ ausgebaut worden, wobei man sich in ein Wirrwarr von weiteren Hypothesen verstrickt hat, welche zum grössten Teil, wie z. B. die Kopulationshypothesen, weiter nichts als Folgerungen aus der Individualitätshypothese und meines Erachtens ebenso unzutreffend wie diese sind¹⁾. Nachdem mit Boveri

¹⁾ C. Rabl (1915, S. 110) gibt eine Zusammenstellung der nach ihm „wichtigsten Theorien und Hypothesen, die seit Beginn der neuen Ära der Zellforschung über die Zelle aufgestellt worden sind“.

An erster Stelle führt er die Theorie von der „Kontinuität der Centrosomen“ an. Ich habe nun schon 1902, S. 46–54 nachgewiesen, dass die Zentralkörperchen van Benedens oder die Centrosomen Boveris nicht als permanente Zellorgane aufzufassen sind, und dass die letztere Bezeichnung nur für die von ihnen umschlossenen „Centriolen“ gelten kann, für welche ich ebenfalls eine Kontinuität annehme. Wenn C. Rabl über E. van Beneden und den „gegenwärtigen Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme“ schreiben wollte, so dürfte er meine Feststellung, dass die Centrosomen keine permanenten Zellorgane sind, nicht unerwähnt lassen.

der erfolgreichste Verfechter der Individualitätshypothese aus dem Leben geschieden ist, dürfte die Zahl ihrer Anhänger bald noch

Die von C. Rabl unter II genannte Theorie von der Kontinuität (= Individualität) der Chromosomen halte ich für unbegründet und überflüssig und habe sie seit 1907 in meinen Schriften mit Entschiedenheit bekämpft. Die Argumente, welche C. Rabl vor Jahren zugunsten der Individualitätshypothese beigebracht hat und welche er 1915 von neuem aufführt, sind nicht im mindesten stichhaltig; das gleiche gilt von den Beweisen, welche Boveri geliefert hat.

Die III. der von C. Rabl aufgezählten Theorien, diejenige von der Kontinuität des Achromatins, muss ich ebenfalls ablehnen; vgl. dazu Meves, 1911, 2, S. 293. Sodann führt C. Rabl unter IV die Hypothese an, dass jeder Kern zwei einander gleichwertige Gruppen von Chromosomen enthält, deren eine väterlichen, deren andere mütterlichen Ursprungs ist, und weiter (V—VII) die Hypothesen von der Heterodynamie, Homologie und Heteromerie der Chromosomen. Meinerseits möchte ich kein Hehl daraus machen, dass mir die letztgenannten Chromosomenhypothesen (IV—VII) noch viel weniger fundiert zu sein scheinen als die Individualitätshypothese.

An VIII. Stelle erwähnt C. Rabl die Theorie von der „Kontinuität der Plasmosomen“ (soll bedeuten Chondriosomen oder Plastosomen; über die irrtümliche Anwendung der Ausdrücke „Plasmosomen“ und „Mikrosomen“ von Seiten C. Rabls vergleiche oben S. 256). Diese Theorie schreibt er Held (1912) zu und sagt, dass sie „in gewissem Sinne durch Benda und Meves vorbereitet“ wäre. Gegen diese unzutreffende Behauptung möchte ich auch hier (vgl. ausserdem Meves, 1916, S. 616) nachdrücklichsten Einspruch erheben. Die Theorie von der Kontinuität der Plastosomen hat Altmann bereits 1890 aufgestellt und ihr in seinem Satz „omne granulum e granulo“ prägnanten Ausdruck verliehen. Dabei hat er wohl zweifellos, wie ich mit Miescher annehme, dessen Worte ich 1912, S. 81 zitiert habe, auch an eine „Immanenz“ der Granula in Zeugung und Entwicklung gedacht. Ich selbst habe 1908 die Plastosomen als den Sitz der „spezifischen zu vererbenden Cytoplasmastruktur“ hingestellt und mit den Idioplasmakörpern Naegelis in Parallele gesetzt; schärfer als durch diese Parallele konnte die Fortdauer der Plastosomen durch die Generationen hindurch überhaupt nicht betont werden. Im Jahre 1910 habe ich sodann die Identität der Altmannschen Granula mit den Plastochondrien nachgewiesen und die Kontinuität der Plastosomen unter Hinweis auf Altmann von neuem behauptet. In meiner Ascarisarbeit (1911) habe ich zwar das Wort Kontinuität nicht gebraucht; ich habe aber in der Einleitung meiner Anfang 1912 in Druck gegebenen Abhandlung über die Befruchtung des Seeigels die Frage nach der „Kontinuität der Organisation“ im Anschluss an Miescher wiederum erörtert und (S. 82) gesagt, dass die Kontinuität der Plastochondrien bei der Befruchtung von Ascaris „keine Unterbrechung erleidet“. Gleichfalls Duesberg hat in zwei Abhandlungen aus dem Jahre 1910 (1 und 2) sowie in seinem Plastosomenbericht (1912) eingehend ausgeführt, dass eine Kontinuität der Plastosomen von den Sexual-

mehr abnehmen, als dies in den letzten Jahren bereits geschehen ist, und damit die Bahn für eine richtigere Auffassung der Chromatinreduktion frei werden¹⁾. Der Weismannschen Reduktionsteilung, bei welcher ungeteilte Chromosomen auf die Tochterzellen verteilt werden sollen, kommt nach meiner Überzeugung, der ich erst

zellen bis zum befruchteten Ei und weiter bis zu den vorgeschrittenen Stadien der Entwicklung besteht.

Aus dem Gesagten geht auf das unzweideutigste hervor, dass Held in keiner Weise als „Urheber“ (C. Rabl) für die Kontinuitätstheorie der Plastosomen angeführt werden kann.

C. Rabl (l. c. S. 110—111) bemerkt ausserdem noch, dass die Theorie von der Kontinuität der Plastosomen „in ähnlicher Weise, nur in Bezug auf die achromatischen Fäden, schon früher von K. v. Kostanecki aufgestellt worden sei. C. Rabl hat vor längerer Zeit mit Bezug auf diejenigen achromatischen Fäden, welche von den „Polkörperchen“ zu den Chromosomen verlaufen, die Vermutung geäußert, dass sie während des Ruhezustandes, wenn auch in undeutlicher Form, persistieren und mit der Teilung des Polkörperchens eine Längsspaltung erfahren; das gleiche ist von v. Kostanecki für die sog. Polstrahlen angenommen worden. Die Ähnlichkeit, welche zwischen diesen Hypothesen, deren Widerlegung sich erübrigen dürfte, und der Kontinuitätshypothese der Plastosomen besteht, beschränkt sich aber ausschliesslich auf die Annahme der Kontinuität!

Zusatz bei der Korrektur. Held unternimmt am Schluss einer inzwischen erschienenen Arbeit (vgl. dazu die Anmerkung, welche auf S. 306 beginnt), den aussichtslosen Versuch, der denn auch als gänzlich misslungen bezeichnet werden muss, C. Rabl gegen meinen Vorwurf (1916) zu verteidigen, dass er (C. Rabl) eine „durchaus irrtümliche“ Behauptung aufgestellt habe, indem er ihm, Held, die Urheberschaft an der Kontinuitätstheorie der Plastosomen zuschrieb.

¹⁾ Über meinen Standpunkt in dieser Frage, welcher sich an denjenigen von O. Hertwig (1890) und Brauer (1893) anschliesst, wolle man meine Arbeiten 1902, 1907, 1, 1908, 1911, 2 vergleichen. Wilson (1912, S. 393) bemerkt zu meiner Auffassung unter anderem: „For Meves there is no problem of synapsis. The Gordian knot is cut with the statement: „Die Geschlechtszellen haben die besondere Eigenschaft ererbt, beim Eintritt in die Wachstumsperiode nur die halbe Zahl von Chromosomen auszubilden“. Certainly the adoption of this simple solution would save a great deal of trouble; but I fear that the facts compel us to take a more roundabout way out of our difficulties.“ Was Wilson ein Durchhauen des Gordischen Knotens nennt, besteht nun aber wesentlich in einem Verzicht auf die unglückliche Individualitätshypothese, durch welche der Knoten geschürzt worden ist. Welche Tatsachen sind es denn, die die Annahme der von mir vorgeschlagenen „einfachen Lösung“ (Wilson) verbieten und uns zu einem „more roundabout way“ nötigen? Hoffentlich nimmt sich Wilson oder sonst jemand die Mühe, mir eine Antwort auf diese Frage zu erteilen.

kürzlich (1915, 3) von neuem Ausdruck gegeben habe (vgl. ausserdem Meves, 1902, 1907, 1, 1911, 2, 1915, 1), keine Realität zu. Man möge mir doch nur einen einzigen Fall nennen, in dem die Existenz einer solchen Teilung, an welche auch C. Rabl (1915) glaubt, sich gegenüber einer ernsthaften Kritik aufrecht erhalten lässt! Die Mendel-Spaltung muss demnach eine andere cytologische Grundlage besitzen als die heute allgemein angenommene. Meiner Meinung nach (vgl. Meves, 1915, 3) ist sie entsprechend der von Naegeli (1884, S. 208) entwickelten Vorstellung von dem Verhalten der bei der Befruchtung zusammenkommenden Idio-plasmen abhängig.

Infolge der Vorherrschaft der O. Hertwig-Strasburger-schen Lehre und der unter den Botanikern noch so wenig ausgebreiteten Bekanntheit mit den Plastosomen ist nun aber die Möglichkeit einer Mitwirkung dieser Formelemente bei der Vererbung auf pflanzlichem Gebiet noch kaum erörtert worden. Abgesehen von Lundegårdh (1910), auf dessen wenig belangreiche Ausführungen ich bereits a. a. O. (1913, S. 251) geantwortet habe, hat sich von botanischer Seite bisher nur Guilliermond (1914, 1 und 2) dazu geäußert. Während dieser Autor aber sonst in zahlreichen Punkten mit mir übereinstimmt, nimmt er in der in Rede stehenden Frage einen völlig ablehnenden Standpunkt ein. „Meves und einige Autoren“, schreibt er 1914, 2, S. 293, „haben die Hypothese aufgestellt, dass in den Mitochondrien Cytoplasma-teilchen als Trägerinnen der Erbllichkeit auftreten. Dieser ganz aussichtslosen Theorie, die ich für meinen Teil nicht gelten lasse, hat man bestimmte Tatsachen gegenüber gestellt, die zeigen, dass die hauptsächliche und einzig bewiesene Funktion der Mitochondrien die der Sekretion ist. Die Arbeiten von Regaud, die durch eine grosse Zahl von Autoren, namentlich von Meves und seinen Schülern, bestätigt sind, haben gezeigt, dass die mannigfachsten Sekretionsprodukte im Schoss der Mitochondrien entstehen.“

Nach diesen Worten zu urteilen scheint es Guilliermond unbekannt geblieben zu sein, dass ich eine Beteiligung der Plastosomen bei der Befruchtung zunächst (1908) allerdings nur theoretisch postuliert, zu der Zeit aber, als er die obigen Sätze schrieb, schon bei *Ascaris* (1910, 3 und 1911, 1) und *Phallusia* (1913) bewiesen hatte¹⁾. Die gleiche Feststellung ist mir inzwischen bei *Filaria*

¹⁾ C. Rabl (1915, S. 131) erwähnt die „schönen Untersuchungen“ von

(1915, 1) und *Mytilus* (1915, 3) gelungen. Unter den von mir mitgeteilten Beobachtungen beanspruchen das meiste Interesse diejenigen, welche ich bei den genannten Nematoden habe machen können, bei denen die Plastosomen des Spermiums aus diesem aktiv in das Eiprotoplasma auswandern, um sich mit den homologen weiblichen Elementen zu vermengen.

Kostanecki und Wierzejski (1896), „durch welche auf die Bedeutung des durch das Mittelstück des Spermatozoons eingeführten Protoplasmas hingewiesen wurde“. Ich habe inzwischen schon ausgeführt (1916, S. 615), dass die Befunde dieser beiden Autoren mit den meinigen nicht das geringste gemeinsam haben. Als Vorgänger von mir kommen meines Wissens nur die Gebrüder L. und R. Zoja in Betracht, auf deren völlig vergessene Abhandlung (1891) ich 1910 (2 und 3) aufmerksam gemacht habe. L. und R. Zoja haben aber ihren Beobachtungen keinerlei theoretische Bedeutung beigelegt. R. Zoja hat 1896 in sehr ausführlicher Weise auf mehr als 100 Druckseiten den damaligen Stand der Befruchtungsstudien auseinandergesetzt, ist aber mit keinem einzigen Wort auf den von seinem Bruder und ihm beschriebenen Befund bei der Befruchtung des *Ascariseies* zurückgekommen, hat vielmehr direkt ausgesprochen, dass das Protoplasma des Spermiums bei der Vererbung keine Rolle zu spielen und, auch bei *Ascaris*, vom Eikörper resorbiert zu werden scheine.

Vom theoretischen Standpunkt ist die Möglichkeit einer Beziehung der Altmannschen Protoplasmagranula zur Erbliehkeitsübertragung zuerst von Delage (1895, S. 503) erörtert worden. Sodann hat Benda (1903) den von ihm sogenannten „Mitochondrien“, in denen er motorische Organe (!) der Zelle vor sich zu haben glaubte, auf Grund der Feststellung, dass sie sowohl im Spermium als auch im Ei vorhanden sind, eine Rolle bei der Vererbung vindiziert. Die Beobachtungen der Gebrüder Zoja waren sowohl Delage als auch Benda unbekannt geblieben und wären es wahrscheinlich, da sie an schwer zugänglicher Stelle publiziert sind, noch heute allgemein, wenn ich nicht 1910, 2 und 3, auf sie hingewiesen hätte.

Nachträglicher Zusatz bei der Korrektur. Held hat seiner vorläufigen Mitteilung aus dem Jahre 1912 über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des *Ascariseies* nunmehr im ersten Heft dieses Bandes des Archivs für mikroskopische Anatomie eine ausführliche Arbeit folgen lassen. Das Bestreben, meinen Anteil an der Erforschung der in Rede stehenden Probleme zu verkleinern, tritt darin so offensichtlich zu Tage, dass es schon darum seine Wirkung verfehlen wird. Leider muss ich an dieser Stelle wegen Raummangels darauf verzichten, auf die zahlreichen Entstellungen und Irrtümer, welche sich in der Heldschen Arbeit finden, einzugehen und mich auf einige wenige Bemerkungen beschränken.

Held sagt von meiner *Ascaris*-arbeit (1911, 1), dass die Ergebnisse derselben nach Retzius in der Luft schweben; weiter erklärt er, ebenso wie Retzius zu dem Resultat gekommen zu sein, dass „schon“ (!) „für den Vorgang der Verschmelzung männlicher und weiblicher Plastosomen keine

Spur eines Beweises erbracht sei" (!). So Held, trotzdem ihm bekannt sein müsste, dass ich niemals behauptet habe, bei *Ascaris* eine Kopulation zwischen männlichen und weiblichen Plastosomen bewiesen zu haben! Ich habe schon 1912 S. 84 betont, dass der Beweis für einen solchen Vorgang, welchen ich ebenso wie Delage theoretisch postuliert habe, bei *Ascaris*, „schwer zu erbringen sein dürfte.“ „Ich habe zwar“, sagte ich damals, „eine Beobachtung beschreiben können, welche in diesem Sinne gedeutet werden könnte, bleibe mir aber bewusst, dass es sich einstweilen nur um eine Hypothese handelt; an dieser möchte ich allerdings bis auf weiteres, zum mindesten als an einer berechtigten Forschungshypothese festhalten.“ Inzwischen habe ich bei *Filaria* bestimmten Anhalt dafür gewonnen, dass eine Vereinigung männlicher und weiblicher Plastosomen, wenn auch erst im Laufe der Furchung, stattfindet.

Was nun die am *Ascarisei* zu erhebenden tatsächlichen Befunde anlangt, so weicht Held von mir (1911, 1) ausser in vielen anderen Punkten darin ab, dass er die männlichen Plastosomen unzerlegt aus dem Spermienkörper in das Eiprotoplasma übertreten, sich in ihm zerstreuen und dann erst zerfallen lässt. Die Präparate, auf welche sich meine erste Schilderung aus dem Jahre 1910 (3) bezog, zeigten nun ebenfalls vielfach eine Auswanderung unverkleinerter männlicher Plastochondrien (vgl. auch Meves, 1913, S. 240), wie sie anscheinend auch von den Gebrüdern Zoja gefunden worden war, deren Beschreibung ich damals (1910, 3) bestätigt habe; sie wiesen aber daneben unverkennbare Fixierungsfehler auf (vgl. Meves, 1911, 1, S. 686 und 1913, S. 241). Als ich dann später den Inhalt der Eiröhren von sorgfältig warm gehaltenen Würmern möglichst rasch nach dem Tode des Wirts in der Altmannschen Mischung zerzupfte und zwar so, dass womöglich jedes einzelne Ei mit dem Reagens in Berührung kam, gewann ich die einwandfreien Präparate, welche ich 1911, 1 völlig naturgetreu beschrieben und abgebildet habe; bei ihnen fand ich, dass die Plastochondrien des Spermiums sich in allen Fällen vor der Auswanderung in das Eiprotoplasma in kleinere Körner zerlegt hatten. Wenn sich ein Übertritt unzerlegter männlicher Plastochondrien, wie ihn die Gebrüder Zoja (1891) dem Anschein nach und zuerst jedenfalls ich selbst (1910, 3), angenommen haben, bei Anwendung derselben Kautelen, welche ich 1911, 1 gebraucht habe, nachweisen lässt, will ich gern aufhören, ihn als eine pathologische Erscheinung zu betrachten und mich der Meinung von Romeis (1913) anschliessen, dass es bei *Ascaris* verschiedene Modifikationen des Vorgangs gibt. Im übrigen erscheint mir dieser Punkt prinzipiell nach wie vor belanglos (vgl. auch Meves, 1913, S. 239).

Wenn Held nun weiter bei der von ihm benutzten Doppelfärbung (Molybdänhämatoxylin und Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann) die grossen Körner seiner Präparate rot, die kleinen gelb, respektive schwarz erhalten hat, so könnte es sich in diesem Fall, wie ich 1913, S. 242 ausgeführt habe, um weiter nichts als um eine „Konzentrations-Doppelfärbung“ im Sinne von Fischer, d. h. um eine rein physikalische Erscheinung, handeln. Es ist aber allerdings seit langem bekannt, dass die plastosomatischen Bestandteile des reifen Spermiums sich färberisch vielfach anders verhalten

Die Befunde, welche ich bei *Filaria* erhalten habe, scheinen mir ferner die Annahme unabweisbar zu machen, dass im Lauf der Furchung eine Vereinigung von männlichen und weiblichen Plastosomen stattfindet.¹⁾

als z. B. die Plastosomen der Spermatiden oder der Eizellen. Z. B. lassen sich die Plastochondrien im Spiralfaden reifer Säugetierspermien mit Hilfe der Plastosomenmethoden meistens nicht mehr tingieren; Benda (1914, S. 27) vermutet aber, dass sie hier „tatsächlich unter einer chemischen oder physikalischen Modifikation persistieren, die nur ihre Farbatfinität verändert“; bei der Befruchtung werden sie „sicherlich reorganisiert und reaktiviert“. Im gleichen Sinne habe ich mich selbst schon 1913, S. 245 über den plastosomatischen „Nebenkern“ bei Insekten geäußert.

Zweifelloos kann man nun auf diese Verhältnisse Doppelfärbungen gründen. Ich selbst habe neuerdings bei Mytiluseiern nach Fixierung mit Altmann'schem Gemisch durch Kombination der Eisenhämatoxylinmethode mit der Kull'schen Modifikation der Altmann'schen Färbung die Eiplastochondrien schwarz, das „Nebenkernorgan“ des in das Ei eingedrungenen Spermiums dagegen rot tingiert erhalten können.

Dass aber die zerlegten männlichen Plastochondrien im *Ascarisei* sich von den gleichgrossen weiblichen durch andere Färbbarkeit unterscheiden, vermag ich auf Grund einer Untersuchung, welche ich mit der genannten und der Held'schen Doppelfärbung vorgenommen habe, nicht zu bestätigen. Allerdings habe ich diese Färbungen an gut fixiertem Material ausgeführt und nicht an solchem, bei welchem z. B. die grossen Plastochondrienanhäufungen in der Umgebung der Centrosomen (vgl. Meves 1914, 1, Fig. 10) nach Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure Bilder darbieten, wie Held sie in seinen Figuren 46a und b wiedergibt. Ich möchte daher glauben, dass der Behauptung von Held, nach welcher männliche und weibliche Plastochondrien des gleichen Kalibers sich im *Ascarisei* verschieden färben, entweder unreine Tinktionen zugrunde liegen, wie sie bei der von Held angewandten Doppelfärbung leicht vorkommen können, oder dass Held irgend einer anderen Täuschung, zu welcher das schwer zu fixierende *Ascarisei* mit seinen verschiedenen Einschlüssen so leicht Veranlassung geben kann, zum Opfer gefallen ist. Dass übrigens die Präparate, auf welche Held sich bei seiner vorläufigen Mitteilung (1912) bezogen hat, nicht nur für Plastosomenstudien schlecht fixiert gewesen sind, habe ich 1913, S. 238–243 ausführlich dargelegt.

¹⁾ Anm. bei der Korrektur. In meiner *Filaria*-arbeit habe ich beschrieben, dass, nachdem die männlichen Plastochondrien aus dem Spermium in das Eiprotoplasma ausgewandert sind und sich hier in kleinere Körner vom Kaliber der Eiplastochondrien zerlegt haben, in der Eizelle und ebenso noch in den ersten Blastomeren ausschliesslich kleine Plastochondrien, auf den späteren Stadien der Furchung dagegen an Stelle der kleinen Plastochondrien Plastokonten vorhanden sind. Da nun ein Übergang von Plastochondrien in Plastokonten im Lauf der Furchung bereits in verschiedenen Fällen (von

Bei Pflanzen hat man eine Aussaat männlicher Plastosomen im Ei bisher allerdings noch nicht beobachtet, hat aber auch wohl noch kaum viel versucht sie aufzufinden. Ich selbst habe zwar schon vor einer Reihe von Jahren auf Helgoland den Befruchtungsvorgang von *Fucus* studiert, um das von Retzius (1906) erkannte plastosomatische „Nebenkernorgan“ des *Fucusspermiums* im befruchteten Ei nachzuweisen.¹⁾ Meine damaligen Untersuchungen haben jedoch zu keinem Resultat geführt; ich beabsichtige aber sie an neuem Material wieder aufzunehmen. An der Tatsache, dass dieses „Nebenkernorgan“ bei *Fucus* mit in das Ei eindringt, kann allerdings auch so kein Zweifel sein.

Dass die im Eiprotoplasma ausgesäten männlichen Plastosomen von diesem resorbiert werden sollten, was Retzius (1911) nicht für ausgeschlossen hält, ist aus Gründen, die ich 1913, S. 228 u. folg. eingehend dargelegt habe, im höchsten Grade unwahrscheinlich; dann aber ist es angesichts der grossen Bedeutung, welche diesen Elementen für das zelluläre Leben zugesprochen

Dnesberg, Rubaschkin, Levi u. a.) beobachtet worden ist (vergl. Meves, 1915, 1, S. 38), war ich ohne weiteres berechtigt, den gleichen Vorgang auch für *Filaria* anzunehmen; tatsächlich gelingt es auch hier die Herausbildung der Fäden aus den Körnern festzustellen. Ein Untergehen der in das Eiprotoplasma übergetretenen männlichen Plastochondrien kommt meines Erachtens nicht in Frage. Ich durfte daher mit Recht die weitere Annahme als unabweisbar bezeichnen, „dass nicht nur die Eiplastochondrien, sondern auch die in der Eizelle ausgesäten und zerlegten männlichen Plastochondrien an der Entstehung der Plastokonten Anteil genommen haben“. Schreiner findet nun diesen Ausspruch in einer Abhandlung „Zur Kenntnis der Zellgranula“, welche im letzten Heft des vorliegenden Archivs erschienen ist, „charakteristisch für die Oberflächlichkeit, mit welcher diese wichtige Frage behandelt wird“. Meinerseits weise ich diese Kritik Schreiners als durchaus unberechtigt zurück und möchte im übrigen glauben, dass [der norwegische Autor, welcher bereits bei einer früheren Diskussion mit mir keineswegs Sieger geblieben ist (vergl. Fr. Meves: Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! Antwort an Herrn und Frau Schreiner auf ihren Artikel: Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Arch. f. Zellforsch., Bd. 1, 1908) und welcher neuerdings die Plastosomen, d. s. die Fila Flemmings von 1882 und die Granula von Altmann, auf Grund von sicher unrichtigen Beobachtungen aus Nukleolarsubstanz (!) entstehen lässt, bei der Formulierung seiner kritischen Bedenken besser mit etwas mehr Zurückhaltung und Vorsicht zu Werke ginge.

¹⁾ Dass die Existenz dieses Nebenkernorgans von Kylin (Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 34, 1916, S. 200) mit Unrecht bestritten wird, habe ich schon oben S. 292, Anmerkung, erwähnt.

werden muss, nicht anders glaublich, als dass sie bei der Übertragung erblicher Eigenschaften mitwirken.

Ob Guilliermond eine Beteiligung des Cytoplasmas bei der Vererbung überhaupt ablehnt, ist aus seiner Abhandlung nicht ersichtlich. Unter den Botanikern fordert sie z. B. Pfeffer (1897), welcher sogar meint (S. 46), es würde aller Wahrscheinlichkeit nach nicht an Theorien fehlen, welche dem Cytoplasma gegenüber dem Kern die Herrscherrolle zuweisen, „wenn es fernerhin gelingen sollte, in diesem auffällige Gestaltungen zu erspähen, die sich sicherlich im Cytoplasma abspielen, in welchem sich ebenfalls die physiologischen Einheiten selbsttätig vermehren“.

Es ist überflüssig zu bemerken, dass ich meinerseits der Überzeugung bin, dass wir solche „auffälligen Gestaltungen“ des Cytoplasmas in den Plastosomen gefunden haben.

Pfeffer aussert nun in seiner Pflanzenphysiologie (1897, S. 48) weiter die Auffassung, zu welcher (nach Johannsen, 1909, S. 478 u. folg.) schon Galton durch das Studium der Erblchkeitsgesetze geführt wurde, dass das „Keimplasma“ „fortbildungsfähig“ ist und dass es „so gut wie das embryonale Gewebe zu verschiedenen Zielen und Zwecken ausgenutzt und umgebildet wird“. Falls Pfeffer hier unter „Keimplasma“ nur den cytoplasmatischen Anteil der Erbmasse versteht, würde seine Anschauung mit derjenigen übereinstimmen, welche ich mir auf Grund meiner Beobachtungen von den Plastosomen gebildet und dahin zusammengefasst habe (vgl. Meves, 1913, S. 247 und 1915, 3, S. 56), dass die Plastosomen eine primitive („indifferente, neutrale“) Substanz darstellen, die im Lauf der Entwicklung die verschiedensten Differenzierungen epigenetisch ausbildet, wobei sie die elterlichen Eigenschaften in die Erscheinung treten lässt.

Von den Plastosomen gilt ferner dasselbe, was Pfeffer (1897, S. 48—49) von dem „Keimplasma“ sagt, dass es mit der Umwandlung die bisherige reproduktive Fähigkeit bedingungsweise oder gänzlich einbüsst.

Die Metamorphose der Plastosomen ist meines Erachtens der wichtigste Teil desjenigen Vorgangs, welchen man als „Inkrustation“ (Hensen, Goebel) bezeichnet hat. Hensen tritt seit 1881 (vgl. auch 1911, 1912 und 1913) die Anschauung, dass die Zellen sich im Lauf des Lebens mit „Schlacken inkrustrierender Materie“ erfüllen, welche er im Kern (1881—1912),

seit 1913 aber auch im Protoplasma lokalisiert sein und bei der Befruchtung entfernt werden lässt. Stellt man sich auf meinen Standpunkt und fasst speziell die Sexualzellen ins Auge, so erhalten die Samenzellen in der Regel keine Bestandteile, welche als Schlacken angesprochen werden können, wohl aber die Eizellen; denn die Dotterelemente entstehen nach den Angaben zahlreicher Autoren (s. den Bericht von Duesberg, 1912) durch Umwandlung von Plastosomen.

Goebel (1902) schreibt in seiner Abhandlung über Regeneration im Pflanzenreich (S. 486, Satz 2): „Die ‚somatischen Zellen‘ sind embryonale Zellen, die gewissermassen inkrustiert sind, d. h. es ist zu dem in den embryonalen Zellen Vorhandenen noch etwas gekommen, das ihnen ihren charakteristischen Stempel aufdrückt.“ „Die Inkrustation,“ fährt er fort, „kann aber bei vielen Pflanzen, namentlich, wenn sie nicht zu weit fortgeschritten ist, wieder aufgelöst werden, die Zelle wird dann wieder embryonal.“

Dazu möchte ich bemerken, dass nach meiner Vorstellung nur solche Pflanzenzellen befähigt sind, zum embryonalen Zustand und zu embryonaler Tätigkeit zurückzukehren, in welchen sich Plastosomen intakt erhalten haben, was keineswegs bei allen der Fall sein dürfte (vgl. oben S. 267 und 292).

Eine Theorie, welche die Plastosomen bei der Vererbung mitwirken lässt, kann sich also nicht nur auf die überaus wichtige Rolle, welche diese Elemente im Leben der Zelle spielen, und auf ihr durch einwandsfreie Beobachtungen festgestelltes Verhalten bei der Befruchtung berufen, sondern steht ausserdem mit den Anschauungen, welche schon früher z. B. von Galton (nach Johannsen l. c.) und Pfeffer über die Natur der „Erbmasse“ geäußert worden sind, in Einklang und kann daher mit Recht gewiss nicht als „ganz aussichtslos“ bezeichnet werden.¹⁾

Wenn Guilliermond sich nun weiter in dem oben zitierten Passus dahin ausspricht, dass „man“ meiner Theorie bestimmte Tatsachen gegenübergestellt habe, welche zeigen, dass die einzig bewiesene Funktion der „Mitochondrien“ die der Sekretion sei, und sich im darauf folgenden Satz auf die Resultate von Regaud beruft, welche von mir und meinen Schülern bestätigt sein sollen,

¹⁾ Auf die Verhältnisse im Seeigeli, welche nach der Meinung verschiedener Autoren der Plastosomenlehre der Vererbung im Wege sind, denke ich demnächst von neuem einzugehen.

so habe ich hierzu zweierlei zu bemerken. Zunächst hat mir Regaud in einem Brief vom 15. April 1913, welchen ich 1913 S. 253 mit seiner Erlaubnis abgedruckt habe, mitgeteilt, dass er selbst eine Mitwirkung der Plastosomen bei der Übertragung erblicher Eigenschaften nicht in Abrede stellt. Ferner ist die Tatsache, dass die Plastosomen als Sekretbildner funktionieren, nicht von Regaud, sondern schon 1890 von Altmann entdeckt und in den darauf folgenden Jahren von einer Reihe von Autoren bestätigt worden. Ich selbst habe sie 1908, 1, S. 847 als richtig angenommen. Regaud, dessen Arbeiten über Plastosomen von 1908 an, über die Rolle der Plastosomen bei der Sekretion von 1909 an beginnen, hat meines Wissens die Priorität dieser Feststellung niemals für sich reklamiert. Guilliermond als Botaniker ist offenbar die gesamte ältere Literatur der tierischen Cytologie über die Beteiligung der Plastosomen bei den Absonderungsvorgängen (vgl. R. Metzner im Nagelschen Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 2, 1907) unbekannt geblieben.

An anderer Stelle (1914, 1, S. 35) versucht Guilliermond noch folgendes Argument gegen eine Beteiligung der Plastosomen bei der Vererbung geltend zu machen. Bei gewissen Algen, wie z. B. *Spirogyra*, deren Zellen nur einen einzigen voluminösen, nach Genus oder Art verschieden gestalteten Chloroplasten einschliessen, hat er im Protoplasma keine Plastosomen nachweisen können; er vermutet daher, dass der Chloroplast, von dem er behauptet, dass seine Wirksamkeit viel verwickelter sei als man gedacht habe, alle diejenigen Funktionen, welche sonst unter die Plastosomen verteilt sind, in sich vereinigt. Daraus schliesst Guilliermond nun weiter: „que les mitochondries ne semblent avoir aucun rôle dans l'hérédité, contrairement à l'opinion de Meves qui leur attribue à la fois un rôle élaborateur et un rôle dans l'hérédité. En effet, bien que la question ne soit pas encore résolue pour toutes les Algues, il est aujourd'hui démontré pour certaines espèces que, pendant la fécondation, le chloroplaste mâle s'introduit avec le noyau et le cytoplasme dans l'œuf, mais qu'il ne tarde pas à y dégénérer. Seul, le chloroplaste femelle fournit par division les chloroplastes des cellules issues de la germination de l'œuf. C'est ce qui a été mis en évidence récemment par Kursanow dans diverses Zygonèmes.“

Die Annahme von Guilliermond, nach welcher die Zellen der genannten Algen keine Plastosomen besitzen sollen, kommt mir nun aber recht unwahrscheinlich vor. Im Wandbeleg von Spirogyrazellen hat nämlich schon Zacharias (1888) ausser feinen Körnchen ein blasses Fadenwerk gesehen, welches er demjenigen bei Hydrocharis, Bryopsis etc. und dem von Flemming für tierische Zellen beschriebenen an die Seite stellt (vgl. oben S. 264). Ferner scheint mir das Verhalten des männlichen Chloroplasten bei der Befruchtung in den von Guilliermond bezeichneten Fällen noch viel zu wenig aufgeklärt, als dass man irgendwelche Folgerungen daraus zu ziehen vermöchte.

Wenn nun die Plastosomen die Fundamentalstruktur des Protoplasmas repräsentieren, wie es nach meiner Vorstellung der Fall ist, welche Bedeutung sollen wir alsdann der Grundsubstanz zuschreiben? Wie verschiedene Erscheinungen, z. B. diejenige der Protoplasmaströmung, zeigen, kann die Grundsubstanz in pflanzlichen Zellen eine flüssige oder halbfüssige Konsistenz besitzen. Sollen wir uns nun aus diesem Grunde dem Standpunkt von Altmann anschliessen, welcher die Grundsubstanz als tot bezeichnet und mit der Gallerte der Zoogloea verglichen hat? Flemming hat es demgegenüber bereits 1882 (S. 80) abgelehnt, die „Zwischensubstanz“ als „leblose Nebenmasse“ zu betrachten und für fraglich erklärt, ob die in den Fäden liegenden Kräfte ohne ihr Beisein entwickelt werden können. Zwölf Jahre später (1894, S. 46 Anm.) schreibt er, wir könnten „einstweilen jedenfalls nicht ausschliessen, dass, wenn die eine Substanz die aktive ist, die andere doch für ihre Lebensäusserungen nötig sein und dabei mitwirken kann.“

Diese Worte Flemmings werden der Bedeutung, welche der Grundsubstanz zukommt, wohl im wesentlichen gerecht. Darüber hinaus aber lässt sich heute nicht mehr bezweifeln, dass die flüssigen Bestandteile des Protoplasmas (Grundsubstanz oder Vakuoleninhalt?) für sich allein vitale Eigenschaften entfalten können, nachdem z. B. E. Buchner 1897 gezeigt hat, dass der Saft, welcher durch feinstes Zerreiben und Auspressen der Hefe unter hohem Druck gewonnen wird, noch Alkoholgärung zu bewirken vermag. Ich möchte aber als wahrscheinlich annehmen, dass die Fermentsubstanzen, denen der protoplasmatische „Saft“ seine Lebens eigen-

schaften in diesem und in anderen Fällen¹⁾ verdankt, ihre Herkunft von den Plastosomen ableiten.

Abgesehen von der Mitwirkung der Grundsubstanz wird es auch noch der tätigen Beihilfe des Kerns bedürfen, damit die Plastosomen ihre Funktion ausüben können.

Literaturverzeichnis.

- Altmann, R., 1890: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen.
- Arnold, J., 1914: Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. Jena.
- Arnoldi, W., 1913: Materialien zur Morphologie der Meeressiphoncen. Flora, N. F., Bd. 5.
- Benda, C., 1897: Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1896/1897.
- Derselbe, 1898, 1: Über die Entstehung der Spiralfaser des Verbindungsstückes der Säugetierspermien. Verh. d. anat. Ges. in Kiel.
- Derselbe, 1898, 2: Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1897/1898.
- Derselbe, 1903: Die Mitochondria. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 12, 1902.
- Derselbe, 1914: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Verhandl. d. Deutsch. Pathol. Ges. Siebzehnte Tagung in München.
- Berthold, G., 1886: Studien über Protoplasmamechanik.
- Boresch, K., 1914: Über fadenförmige Gebilde in den Zellen von Moosblättern und Chloroplastenverlagerung bei Funaria. Zeitschr. f. Botanik, Jahrg. 6.
- v. Brunn, A., 1884: Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei den Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23.
- Crato, E., 1892: Die Physode, ein Organ des Zellenleibes. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 10.
- Derselbe, 1893: Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden. Bot. Zeitung, Jahrg. 51.
- Derselbe, 1896: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7.
- Crüger, H., 1855: Westindische Fragmente. Bot. Zeitung, Jahrg. 13.
- Delage, Y., 1895: La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité. Paris.
- Dippel, L., 1868: Die Entstehung der wandständigen Protoplasmaströmchen in den Pflanzenzellen und deren Verhältnis zu den spiraligen und netzförmigen Verdickungsschichten. Abh. d. naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. 10.

¹⁾ Vgl. Warburg und Meyerhof, 1912

- Dubreuil, G., 1911: Transformation directe des mitochondries et des chondriocotes en graisse dans les cellules adipeuses. *Compt. rend. de la Soc. de biol.*, Paris.
- Duesberg, J., 1910, 1: Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. *Anat. Anz.*, Bd. 35.
- Derselbe, 1910, 2: Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la génèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 4.
- Derselbe, 1912: Plastosomen, „apparato reticolare interno“ und Chromidialapparat. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 20.
- Derselbe und Hoven H., 1910: Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales. *Anat. Anz.*, Bd. 36.
- v. Ebner, V., 1896: Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. *Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl.*, Bd. 115, Abt. 3.
- Fauré-Fremiet, E., 1910: Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. *Arch. d'Anat. micr.*, t. 11.
- Flemming, W., 1877: Über Bindesubstanz und Gefäßwandung im Schwellgewebe der Mollusken. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 13.
- Derselbe: 1882: Zellsubstanz, Kern und Zellteilung.
- Derselbe, 1894: Zelle. *Morphologie der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen*. Merkel-Bonnets *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 3, 1893.
- Forenbacher, A., 1911: Die Chondriosomen als Chromatophorenbildner. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, Bd. 29.
- Goebel, K., 1902: Über Regeneration im Pflanzenreich. *Biol. Zentralbl.*, Bd. 22.
- Goldschmidt, R., 1904: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen (Histologische Untersuchungen an Nematoden, II). *Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog.*, Bd. 21.
- Guilliermond, A., 1911: Sur la formation des chloroleucites aux dépens des mitochondries. *Compt. rend. de l'Acad. des Sciences de Paris*, t. 153.
- Derselbe, 1912: Recherches cytologiques sur le mode de formation de l'amidom et sur les plastides des végétaux (leuco-, chloro- et chromoplastes). *Arch. d'anat. micr.*, t. 14.
- Derselbe, 1913, 1: Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. *Compt. rend. de l'Acad. des Sciences*, t. 156.
- Derselbe, 1913, 2: Sur le rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de réserve des champignons. *Compt. rend. de l'Acad. des Sciences, Paris*, t. 157.
- Derselbe, 1913, 3: Nouvelles remarques sur la signification des plastides de W. Schimper par rapport aux mitochondries actuelles. *Compt. rend. de la Soc. de Biol.*, t. 75.
- Derselbe, 1914, 1: État actuel de la question de l'évolution et du rôle physiologique des mitochondries. *Revue générale de Botanique*, t. 26.

- Derselbe, 1914, 2: Bemerkungen über die Mitochondrien der vegetativen Zellen und ihre Verwandlung in Plastiden. Eine Antwort auf einige Einwürfe. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 32.
- Derselbe, 1914, 3: Nouvelles remarques sur les plastes des végétaux. Évolution des plastes et des mitochondries dans les cellules adultes. Anat. Anz., Bd. 46.
- Haberlandt, G., 1901, 1: Über Reizleitung im Pflanzenreich. Biolog. Centralbl., Bd. 21.
- Derselbe, 1901, 2: Über fibrilläre Plasmastrukturen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 19.
- Hanstein, J., 1868: Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Bot. Zeitung, Jahrg. 26.
- Derselbe, 1880: Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und tierischen Lebensverrichtungen. Sammlung von Vorträgen, herausgegeben von W. Frommel und Friedr. Pfaff, Heidelberg.
- Held, H., 1912: Über den Vorgang der Befruchtung bei *Ascaris megalocephala*. Ber. d. K. sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl. und Verh. d. Anat. Ges. auf d. 26. Vers. in München.
- Henneguy, L. F., 1896: Leçons sur la cellule. Paris.
- Hensen, V., 1881: Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie, Bd. 6, Teil II.
- Derselbe, 1911: Schlussbericht und Folgerungen aus den quantitativen Bestimmungen des Planktons im Atlantischen Ozean. Ergebnisse der 1889 ausgeführten Plankton-Expedition. Bd. V. O.
- Derselbe, 1912: Wachstum und Zeugung. Schrift. d. naturw. Ver. f. Schleswig-Holstein, Bd. 15.
- Derselbe, 1913: Tod, Zeugung und Vererbung unter besonderer Berücksichtigung der Meeresbewohner. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, N. F., Bd. 16, Abteilung Kiel.
- Hoven, H., 1911: Du rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de sécrétion de la glande mammaire. Anat. Anz., Bd. 39.
- Derselbe, 1912: Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. Arch. f. Zellforschung, Bd. 8.
- Jensen, P., 1907: Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie. Jena.
- Johannsen, W., 1909: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena.
- Klebs, G., 1888: Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuchungen aus d. botan. Inst. zu Tübingen, Bd. 2.
- Knoll, F., 1908: Über netzartige Protoplasma differenzierungen und Chloroplastenbewegung. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Abt. 1, Bd. 117.
- Kollmann, 1877: Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13.
- Krehl, L., 1890: Ein Beitrag zur Fettresorption. Arch. f. mikr. Anat. u. Physiol., anat. Abt.
- Lagerheim, G., 1899: Über ein neues Vorkommen von Vibrionen in der Pflanzenzelle. Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar, Jahrg. 56.

- Lewitsky, G., 1910: Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 28.
- Derselbe, 1911, 1: Vergleichende Untersuchung über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen. Ebenda, Bd. 29.
- Derselbe, 1911, 2: Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von *Elodea canadensis* Rich. Ebenda, Bd. 29.
- Derselbe, 1913: Die Chondriosomen als Sekretbildner bei den Pilzen. Ebenda, Bd. 31.
- Lidforss, B., 1915: Zellulärer Bau, Elementarstruktur, Mikroorganismen, Erzeugung. Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1.
- Linsbauer, K. und Abranowicz, E., 1909: Untersuchungen über die Chloroplastenbewegungen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Abt. 1, Bd. 118.
- Löwtschin, A., 1913: „Myelinformen“ und Chondriosomen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 31.
- Lundegårdh, H., 1910: Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48.
- Derselbe, 1914: Protoplasmastruktur. Sammelreferat. Arch. f. Zellf., Bd. 12.
- Maximow, A., 1913: Über Chondriosomen in lebenden Pflanzenzellen. Anat. Anz., Bd. 43.
- Metzner, Rud., 1890: Über die Beziehungen der Granula zum Fettansatz. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt.
- Meves, Fr., 1900: Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.
- Derselbe, 1902: Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61.
- Derselbe, 1904: Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22.
- Derselbe, 1907, 1: Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.
- Derselbe, 1907, 2: Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Anat. Anz., Bd. 31.
- Derselbe, 1908, 1: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
- Derselbe, 1908, 2: Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1.
- Derselbe, 1910, 1: Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75.
- Derselbe, 1910, 2: Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weissen Blutzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75.

- Derselbe, 1910, 3: Über Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. *Anat. Anz.*, Bd. 36.
- Derselbe, 1911, 1: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 76.
- Derselbe, 1911, 2: Chromosomenlängen bei *Salamandra*, nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 77, Abt. 2.
- Derselbe, 1912: Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echiniden-spermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 80, Abt. 2.
- Derselbe, 1913: Über das Verhalten des plastosomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von *Phallusia mamillata*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 82, Abt. 2.
- Derselbe, 1914, 1: Die Plastochondrien in dem sich teilenden Ei von *Ascaris megalocephala*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 84, Abt. 2.
- Derselbe, 1914, 2: Was sind die Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von G. Retzius. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 85, Abt. 1.
- Derselbe, 1915, 1: Über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 87, Abt. 2.
- Derselbe, 1915, 2: Was sind die Plastosomen? II. Bemerkungen zu dem Vortrag von U. Benda: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 87, Abt. 1.
- Derselbe, 1915, 3: Über den Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.). *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 87, Abt. 2.
- Derselbe, 1915: Entgegnung auf einige Bemerkungen von J. Sobotta. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 87, Abt. 1.
- Meyer, A., 1883: Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig.
- Derselbe, 1911: Bemerkungen zu G. Lewitsky: Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, Bd. 29.
- Derselbe, 1915: Erstes mikroskopisches Practicum. Jena.
- Mikosch, C., 1885: Über die Entstehung der Chlorophyllkörner. *Sitzgsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien*, Bd. 92, Abt. 1.
- Derselbe, 1894: Über Strukturen im pflanzlichen Protoplasma. *Verh. d. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte*. 66. Versammlung zu Wien.
- v. Naegeli, C., 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.
- Némec, B., 1901, 1: Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen.
- Derselbe, 1901, 2: Die Bedeutung der fibrillären Strukturen bei den Pflanzen. *Biolog. Centralbl.*, Bd. 21.
- Derselbe, 1910: Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin.
- Noll, F., 1903: Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. *Biol. Zentralbl.*, Bd. 23.
- Pensa, A., 1910: Alcune formazioni endocellulari nei vegetali. *Boll. Soc., med. chir. di Pavia und Anat. Anz.*, Bd. 37.

- Derselbe, 1912: Osservazioni di morfologia e biologia cellulare nei vegetali (mitochondri, chloroplasti). Arch. f. Zellforsch., Bd. 8.
- Pfeffer, W., 1886: Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, Bd. 2.
- Derselbe, 1897: Pflanzenphysiologie. Bd. I, Stoffwechsel. Leipzig.
- Pictet, C., 1891: Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Mitt. aus der Zool. Station zu Neapel, Bd. 10.
- Prenant, A., 1888: Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La cellule, t. 4.
- Pringsheim, N., 1854: Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle.
- Rabl, C., 1915: Édouard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 88.
- Renaut, J., 1911: Mitochondries des cellules globuleuses du cartilage hyalin des Mammifères. Compt. rend. de l'Acad. des Sciences, Paris, t. 152.
- Retzius, G., 1906: Biologische Untersuchungen, N. F., XIII.
- Derselbe, 1910: Biologische Untersuchungen, N. F. XV.
- Derselbe, 1911: Biologische Untersuchungen, N. F. XVI.
- Derselbe, 1914: Was sind die Plastosomen? Arch. f. mikr. Anat., Bd. 84, Abt. I.
- Romeis, B., 1913: Beobachtungen über die Plastosomen von Ascaris megalocephala während der Embryonalentwicklung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. 2.
- Rudolph, K., 1912: Chondriosomen und Chromatophoren (Beitrag zur Kritik der Chondriosomentheorien). Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 30.
- Samssonow, N., 1910: Über die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns, nach Beobachtungen an Knorpel-, Bindegewebs- und Epidermiszellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 75.
- Sapèhin, A., 1913: Ein Beweis der Individualität der Plastide. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 31.
- Derselbe, 1915: Untersuchungen über die Individualität der Plastide. Arch. f. Zellforsch., Bd. 13.
- Scherrer, A., 1913: Die Chromatophoren und Chondriosomen von Anthoceros. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 31.
- Derselbe, 1914: Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros. Flora, N. F., Bd. 7, 1915.
- Schilling, A. J., 1894: Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora, Bd. 78.
- Schimper, A., 1883: Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Zeitung.
- Derselbe, 1885: Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16.
- Schmidt, E. W., 1912, 1: Pflanzliche Mitochondrien. Progressus rei botanicae, Bd. 4.

- Derselbe, 1912, 2: Neuere Arbeiten über pflanzliche Mitochondrien. Zeitschr. f. Botanik, Jahrg. 4.
- Schmitz, 1880: Über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn.
- Schreiner, K. E., 1915: Über Kern- und Plasmaveränderungen in Fettzellen während des Fettansatzes. Anat. Anz., Bd. 48.
- Schultze, O., 1916: Über die Lokalisation der Gestaltungs- und Betriebsfunktionen innerhalb des Protoplasmas. Sitzungs-Ber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, Nr. 1 u. 2.
- Schwarz, Fr., 1887: Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Breslau.
- Senn, G., 1908: Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromophoren. Leipzig.
- Strasburger, E., 1882: Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena.
- Derselbe, 1884: Das botanische Praktikum. Jena.
- Derselbe, 1897: Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30.
- Derselbe, 1902: Das botanische Praktikum, IV. Aufl., Jena.
- Derselbe, 1909: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenese und Reduktionsteilung. Jena.
- Swingle, W., 1898: Two new organs of the plant cell. Botan. Gaz., vol. 25.
- Tschirch, A., 1900: Die Harze und die Harzbehälter. Leipzig.
- v. la Valette St. George, 1885: Spermatologische Beiträge. Erste Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25.
- Derselbe, 1886: Spermatologische Beiträge. Zweite Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27.
- Warburg, O. und Meyerhof, O., 1912: Über Atmung in abgetöteten Zellen und in Zellfragmenten. Arch. f. Physiol., Bd. 148.
- Wiesner, J., 1906: Elemente der wissenschaftlichen Botanik. Bd. 1. Anatomie und Physiologie der Pflanzen.
- Wigand, A., 1884: Entstehung und Fermentwirkung der Bakterien. Marburg.
- Derselbe, 1887: Über Kristall-Plastiden. Botan. Hefte. Forschungen aus dem bot. Garten zu Marburg, Heft 2. Marburg.
- Wilson, E. B., 1912: Studies on Chromosomes, VIII. Journ. of Experim. Zoology, vol. 13.
- Zacharias, E., 1888: Über Kern- und Zellteilung. Botan. Zeitg.
- Zimmermann, A., 1890: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Heft 1. Tübingen.
- Derselbe, 1892: Botanische Mikrotechnik. Tübingen.
- Derselbe, 1893: Sammel-Referate aus dem Gesamtgebiete der Zellenlehre. Beiträge zum botanischen Zentralbl., Jahrg. 3.
- Zoja, L. und R., 1891: Intorno ai plastiduli fucsino-fili (bioplasti dell' Altmann). Mem. Ist. Lomb. Sc. Lett., Milano, vol. 16.
- Zoja, R., 1896—1898: Stato attuale degli studi sulla fecondazione. Dissertazione di libera docenza. Boll. scientifico, anno 18—20, Pavia.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII—XV.

Die Abbildungen der Tafeln XII—XV sind mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apertur 1.40) und Kompensationsokular 12 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates bei Projektion auf Objektischhöhe entworfen. Die zugrunde liegenden Präparate waren mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Tafel XII.

Fig. 1—5. Aus der Wurzel von *Hydrocharis morsus ranae*.

Fig. 1. Zwei Zellen aus dem Dermatogen nahe dem Vegetationsscheitel; die linke Zelle ist bestimmt, zu einem Wurzelhaar auszuwachsen. Text S. 265.

Fig. 2—5. Weitere Entwicklungsstadien wurzelhaarbildender Zellen. Text Seite 265.

Fig. 6. Basis eines jungen Wurzelhaares von *Trianea bogotensis*. Text S. 265—266.

Tafel XIII.

Zellen aus der Wurzelspitze von *Allium cepa*.

Fig. 7 u. 8. Zwei Zellen des Pleroms, aus einer Zellreihe, welche bestimmt ist, sich zu einem Gefäss umzuwandeln. Fig. 8 stammt aus dem Anfang der Zellreihe, Fig. 7 liegt eine grössere Strecke vom Vegetationsscheitel entfernt. Text S. 277. Die in Fig. 7 sichtbaren grossen Kügelchen, welche ein graues Innere und eine schwarz gefärbte (plastosomatische) Rinde zeigen, die bei zweien von ihnen unvollständig ist, sind wahrscheinlich Stärkekörner.

Fig. 9 u. 10. Zwei Zellen des Periblems. Fig. 9 aus einer mittleren, Fig. 10 aus einer inneren Zellreihe. Fig. 9 liegt dem Wurzelscheitel näher als Fig. 10. In Fig. 9 sind obere und untere Seite der Zelle nach rechts und links gekehrt. Text S. 277.

Tafel XIV.

Fig. 11—16. *Tradescantia albiflora*.

Fig. 11. Zellkomplex aus dem Stengelvegetationspunkt. Text S. 281.

Fig. 12. Vier Zellen aus der Anlage eines jüngsten Blattes. Text S. 282.

Fig. 13. Zellreihe aus einem Längsschnitt durch ein zweit jüngstes Blatt. Text S. 282.

Fig. 14—16. Aus einem Längsschnitt durch ein dritt jüngstes Blatt.

Fig. 14 von dem Meristem der Blattbasis, Fig. 15 und 16 von Teilen desselben Blattes weiter gegen die Blattspitze zu. Fig. 14 und 16 geben die ganze Blattdicke wieder, Fig. 15 eine Zellreihe des Mesophylls zwischen den in Fig. 14 und 16 abgebildeten Teilen. Text S. 282—283.

Fig. 17—21 nach Schimper 1883.

Fig. 17. Zellen aus dem Scheitelmeristem des Stengels von *Impatiens parviflora*.

- Fig. 18—21. Aus dem Stengel von *Tradescantia albiflora*.
 Fig. 18. „Zellen vom Scheitelmeristem“.
 Fig. 19—21. „Allmähliches Grösserwerden der Plastiden: Pikrinsäure-Hämatoxylin-Präparate.“
 Fig. 22 u. 23. Meristemzellen von *Elodea canadensis* nach A. Meyer 1883.
 Fig. 22. Meristemzelle aus dem Dermatogen des Vegetationspunktes oberhalb der ersten sichtbaren Blattanlage.
 Fig. 23. Zwei Zellen aus der meristematischen Basis eines 1 mm langen Blattes, a bei hoher Einstellung, b bei tiefer. In den Originalfiguren weisen die Körner (jungen Chloroplasten) eine grünliche Färbung auf, welche ich bei der Reproduktion aus Sparsamkeitsgründen durch eine graue habe ersetzen lassen.
 Fig. 24—26. Nach Mikosch 1885.
 Fig. 24. Aus der zweiten Hälfte (gegen die Spitze zu) einer 5 mm langen Blattanlage von *Allium cepa*: „Parenchymzelle mit spindelförmigen Chlorophyllkörnern.“
 Fig. 25 u. 26. Aus der Basis eines 2½—3 cm langen Blattes von *Galanthus nivalis*.
 Fig. 25. „Wandbeleg mit spindelförmigen Chlorophyllkörnern“
 Fig. 26. „Etiolinkörner“ „von ganz eigentümlicher Gestalt.“

Tafel XV.

Zellen aus der Luftwurzel von *Chlorophytum Sternbergianum* (Hartwegia comosa).

- Fig. 27—35. Zellen der primären Rinde.
 Fig. 27 u. 28 ganz aus der Nähe des Vegetationsscheitels. Text S. 283.
 Fig. 29—35 weiter entfernt davon. Text S. 283—284. Die blass gefärbten Körper in Fig. 32—35 wurden erst bei tiefer Einstellung sichtbar.
 Fig. 36—39. Zellen des Zentralzylinders, aus der Anlage eines Gefässes.
 Fig. 36 u. 37 aus der Nähe des Vegetationsscheitels, Fig. 38 und 39 weiter entfernt davon. Text S. 284—285. Bezüglich der hellen Flecke und Strichelchen in der Grundsubstanz des Protoplasmas bei Fig. 38 und 39 vgl. Anm. 1 auf S. 285.

Aus dem I. Anatomischen Institut der Universität Budapest,
Direktor Prof. Dr. M. von Lenhossék.

Untersuchungen über den Bau des Glaskörpers des Menschen.

Von

Albert Szent-Györgyi, Budapest.

Hierzu Tafel XVI—XX und 6 Textfiguren.

Einleitung.

Die Untersuchungen, die vorliegender Arbeiten zugrunde liegen, sind im Schuljahre 1913/14 im I. Anat. Institut der Universität Budapest angestellt worden.¹⁾ Die Arbeit schien nicht überflüssig, da eine Gesamtdarstellung der mikroskopischen Architektur des Glaskörpergerüsts im menschlichen Auge bisher nicht vorlag. Die Möglichkeit, diese Lücke der histologischen Literatur bis zu einem gewissen Grade ausfüllen zu können, verdanke ich dem Umstande, dass es mir gelungen ist, technische Methoden der histologischen Augenuntersuchung auszuarbeiten, die es ermöglichen, den Glaskörper ohne wesentliche Schrumpfung und ohne nennenswerte Verlagerungen seiner Fibrillen zur Darstellung zu bringen. Hier zeigt es wieder sich, wie wichtig die Vervollkommenung der Technik für den Fortschritt auf dem Gebiete der Histologie ist.

Dies beweist uns übrigens die ganze geschichtliche Entwicklung unserer Kenntnisse über den Glaskörper, deren einzelne Etappen sich an die angewandten verschiedenen Untersuchungsmethoden anknüpfen lassen.

Die erste Phase umfasst die Periode, in der man den Glaskörper nur mit freiem Auge, unter Zuziehung gewisser mechanischer

¹⁾ Meine Arbeit ist leider in vielen Beziehungen, namentlich in bezug auf die literarischen Hinweise und die Abbildungen, nicht so vollkommen, wie ich es wünschte; dies liegt an äusseren Umständen. Im Begriffe, meine Arbeit abzuschliessen, wurde ich bei Ausbruch des Krieges einberufen und kam seitdem nicht in die Lage, meine Arbeit zu ergänzen. Ich veröffentliche sie daher in dem Zustande, wie sie sich im August 1914 befand. Dass ich sie überhaupt veröffentlichen kann, verdanke ich meiner Verwundung im Sept. 1915, die mich für einige Monate dem Kriegsschauplatz entzog.

Eingriffe, wie das Einblasen von Luft, untersucht hat. In diese Periode fallen die Angaben Demours' (1751), Zinns (1755), Arnolds (1832) u. a.

In einer zweiten Periode, die ebenfalls noch der makroskopischen Phase angehört, suchte man der Frage nach dem Aufbau des Glaskörpers dadurch beizukommen, dass man ihn mit verschiedenen chemischen Stoffen (Chromsäure, Sublimat usw.) behandelte, ihn also nach unserer heutigen Ausdrucksweise fixierte. In diese Periode sind die Mitteilungen von Brücke, Hannover, Gerlach u. a. einzureihen. Eine besondere Stelle nimmt hier die Anwendung des Gefrierverfahrens von Coccinus ein.

Nun folgt die mikroskopische Epoche, die, von Ciaccio inaugurirt, von H. Virchow fortgesetzt, besonders durch die auf der Anwendung neuer histologischer Verfahren beruhenden bedeutungsvollen Arbeiten von Retzius zum Aufschwung kam. Hier reihen sich auch die Mitteilungen von Salzmann an.

Im letzten Jahrzehnt bewegte sich die Forschung hauptsächlich auf embryologischem Gebiete und betraf besonders die Frage, auf welches Keimblatt, auf welchen Bestandteil des embryonalen Auges das Fibrillenwerk des Glaskörpers zurückzuführen sei. Für die Kenntnisse vom Bau des fertigen Glaskörpers blieb diese Richtung der Forschung ziemlich ohne Erfolg.

Von dem menschlichen Glaskörper lagen bisher nur Schilderungen seines vordersten Teiles vor, der vermöge seiner festen Verbindung mit dem Ciliarkörper und der Linse technisch leichter darzustellen ist. Nur diesen Teil des Glaskörpers finden wir in der Literatur histologisch beschrieben und abgebildet. Wie das Fibrillengeflecht des Glaskörpers weiter hinten angeordnet ist, ob hier überhaupt eine gewisse Regelmässigkeit, eine bestimmte Anordnung der Fibrillen herrscht, darüber waren wir bisher nicht unterrichtet.

Historisches.

Die Lehre von der konzentrischen Anordnung des Glaskörpers geht auf Pappenheim zurück, der sie im Jahre 1842 aufstellte. Brücke suchte diese Lehre in den folgenden Jahren (1843—1847) eingehender zu begründen. Durch die Untersuchungen dieser Forscher wurde die bis dahin dominierende Ansicht von Demours, Zinn und Arnold, dass der Glaskörper einen wabigen Bau habe, endgültig beseitigt. Aber auch die Lehre vom konzentrischen Bau erfreute sich keines längeren Bestandes, da Hannover (1845)

sie auf Grund der Chrombehandlung des Glaskörpers durch die „Apfelsinentheorie“, d. h. durch die Lehre, dass der Glaskörper aus radiären Segmenten zusammengesetzt sei, zu ersetzen suchte. Bowman wieder verwarf 1848 beide Lehren: der Glaskörper sei weder konzentrisch, noch apfelsinenartig gebaut, sondern weise eine „eigentümliche fibröse Struktur“ auf, eine Anschauung, in der man, obgleich sie von Bowman nur makroskopisch begründet wurde, schon gewissermassen eine Vorahnung der späteren Fibrillenlehre erblicken darf.

Die nächstfolgenden Angaben schwanken zwischen den beiden ersteren Theorien: der Theorie der konzentrischen und der radiären Architektur, auch wurde versucht, sie miteinander in Einklang zu bringen (Gerlach 1853, Smith 1868). Einen besonderen Standpunkt vertrat wieder R. Virchow, der im Jahre 1852 den Glaskörper als ein Schleimgewebe ohne bestimmte Struktur darstellte.

Nun folgt die bedeutungsvolle Entdeckung Ciaccios (1870) vom mikroskopisch-fibrillären Bau des Glaskörpers, der erste Schritt auf dem Gebiete der Histologie dieses Gewebes. Nach der Beschreibung des italienischen Forschers „besteht der Glaskörper ganz und gar aus Fasern und einer sehr durchsichtigen Materie, die etwas klebrig ist und homogen erscheint. Die Fasern sind ausserordentlich zahlreich, dünn, deutlich begrenzt; sie verlaufen nach verschiedenen Richtungen und sind dabei so miteinander verfilzt, dass ein wunderbar feines, unentwirrbares Netz daraus hervorgeht.“

Die wichtige Entdeckung des italienischen Forschers geriet in den nächstfolgenden 15 Jahren so ziemlich in Vergessenheit. Erst Hans Virchow lenkte im Jahre 1885 die Aufmerksamkeit wieder auf sie. Ihre glänzende Bestätigung und gleichzeitige Vervollständigung erfuhr sie durch die Arbeiten von Retzius. Sie bedeuten den Beginn einer neuen Epoche in der Geschichte unserer Kenntnisse vom Bau des Glaskörpers. Von nun an erscheint der fibrilläre Bau dieses Gewebes als eine gesicherte Tatsache der Histologie. Die Fibrillen stellen den einzigen morphologischen Bestandteil des Glaskörpers dar. Wichtig ist der Nachweis, dem wir zuerst bei Retzius begegnen, dass die Fibrillen nicht alle regellos verlaufen, sondern dass sie teilweise eine bestimmte Anordnung erkennen lassen, dass im Fibrillengewirr regelmässige Systeme, bestimmte Faserbündel und Faserströme, bei der gleichen Art immer in derselben Form wiederkehrend, vorkommen, die das histologische Bild des Glaskörpers beherrschen. Es sei mir erlaubt, hier auf meine Arbeit über den Glaskörper der Amphibien und Reptilien¹⁾, als auf den neuesten Beitrag zu dieser Lehre, hinzuweisen.

Bezüglich des Menschen betreffen aber die Angaben von Retzius, ebenso wie die späteren von Salzmann (1900, 1912) ausschliesslich den Glaskörper in der vorderen Augenhälfte.

Die mikroskopische Richtung in der Erforschung des Glaskörpers hat die Frage, ob der Glaskörper auch einen makroskopisch erkennbaren Bau auf-

¹⁾ A. Szent-Györgyi: Untersuchungen über den Glaskörper der Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85, 1914, S. 303.

weise, völlig in den Hintergrund gedrängt; die Angaben, die von Pappenheim, Brücke und Hannover hierüber früher gemacht worden sind, wurden von der Mehrzahl der Forscher den Kunstprodukten zugezählt. Im Jahre 1911 nahm aber J. Stilling den lange fallen gelassenen Faden wieder auf und suchte die Apfelsinentheorie von Hannover für den menschlichen Glaskörper wieder zur Geltung zu bringen. In der Tat verdienen seine Angaben Beachtung, und ich kann schon jetzt sagen, dass meine Befunde auf mikroskopischem Gebiete eher als Stütze, denn als Widerlegung dieser Anschauung aufgefasst werden können. Die Anordnung der Fibrillen ist eine derartige, dass man sich recht gut vorstellen kann, dass durch sie makroskopisch eine gewisse radiäre Anordnung der Glaskörper-Architektur bedingt wird. Ich werde hierauf im zweiten Teil meiner Arbeit zurückkommen.

Technisches.

Ich habe bereits in einer besonderen Arbeit¹⁾ die von mir angewandte Technik beschrieben, doch scheint es mir nicht überflüssig, hier nochmals in Kürze auf diesen Gegenstand zurückzukommen.

Schon Hans Virchow betonte, dass für die Entscheidung nach dem Bau des Glaskörpers nur „Totalschnitte ohne jede Schrumpfung“ ausschlaggebend sein können.

Nun ist aber die Herstellung solcher Totalschnitte aus dem menschlichen Auge mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden, die sich aus den im Körper allein stehenden physikalischen, chemischen und histologischen Eigenschaften des Glaskörpers leicht verstehen lassen. Vor allem muss hier auf den grossen Wassergehalt des Gewebes hingewiesen werden. Nach Michel und Wagner²⁾ besteht der Glaskörper aus 98,81% Wasser und nur 1,19% fester Substanz. Im mikroskopischen Bilde scheint zwar das Fibrillengewirr einen ansehnlichen Bestandteil zu bilden, doch ergeben schon diese chemischen Daten, dass die Fibrillen in quantitativer Hinsicht einen viel geringeren Bestandteil des Glaskörpers bilden, als es histologisch den Anschein hat. Dies ergibt sich auch schon aus den bekannten Filtrier- und Belastungsversuchen von Hans Virchow,³⁾ nach denen sich der Rest des auf Filtrierpapier gebrachten, oder noch besser ausgepressten Glaskörpers als eine ganz unscheinbare Spur, vergleichbar etwa der Spur, die eine kriechende Schnecke

¹⁾ Derselbe: Die histologische Darstellung des Glaskörpers. Zeitschr. für wissenschaftliche Mikroskopie und für mikroskopische Technik, Bd. 31, 1914, S. 23.

²⁾ Michel u. Wagner: Physiologisch-chemische Untersuchung des Auges. v. Graefes Arch., 32, 1886, S. 149.

³⁾ H. Virchow: Die morphologische Natur des Glaskörpers. Ber. über die Versamml. der Ophthalmologischen Gesellschaft i. Heidelberg. 1885. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., 23. Jahrg., Beilageheft.

Derselbe: Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefässe im Glaskörperraum von Wirbeltieren, sowie damit in Verbindung stehende Fragen. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 10, 1901, S. 742.

hinter sich lässt, darstellt. Nach Lobmayer¹⁾ beträgt der Rest nicht mehr als 0,21% der ganzen Menge des Glaskörpers.

Verschiedene Forscher, wie z. B. Mawas und Magitot²⁾ haben sich bereits bemüht, die Bedingungen festzustellen, die ein Fixierungsmittel des Glaskörpers besitzen muss. Hiermit ist aber durchaus nicht alles getan. Wichtiger noch als das Fixieren ist für die Integrität des Glaskörpers die Art der Entwässerung. Ich darf mich glücklich schätzen, in dem Aceton (dem allgemein bekannten Dimethylaceton) ein Mittel gefunden zu haben, das uns über die Schwierigkeiten der Entwässerung hinweghilft. Schon als Lösungsmittel des zur Fixierung benützten eiweissfällenden Stoffes empfiehlt sich das Aceton, wodurch das Präparat schon bis zu einem gewissen Grade entwässert wird.

Mein Verfahren stellt sich für das menschliche Auge folgendermassen dar. Das möglichst frische, von dem episkleralen Bindegewebe befreite Auge wird in folgende, frisch zubereitete Lösung eingelegt: Aceton 125, Wasser 100, Sublimat 4, Eisessig 4, Formalin 40. Nach 5 Tagen werden der Lösung 50 ccm Aceton auf je 100 ccm zugesetzt und das Auge noch für weitere 3 Tage in der Lösung belassen. Hernach wird es zur endgültigen Entwässerung in Aceton eingelegt und durch Zusatz von Calcium chloratum siccum vollkommen wasserfrei gemacht. Man soll mit dem Aceton, das ja billig ist, nicht sparen, umso mehr, da es zugleich zur Entfernung des Sublimats dient. Am nächsten Tage wird das Aceton erneuert und auf den Boden des Gefässes zur völligen Entwässerung wieder eine dickere Schicht von CaCl_2 gebracht, über der man das Auge an einem Faden aufhängt. Wenn die Schollen des CaCl_2 am anderen Tage verklebt sind, so beweist dies, dass das Präparat noch nicht genügend wasserfrei gemacht war; das Präparat kommt in diesem Falle in frisches Aceton, mit frischem CaCl_2 . Bleiben die Schollen nunmehr unverklebt, so lässt man das Auge noch einen Tag im Aceton, im andern Falle muss das Aceton wieder erneuert werden. Nun kommt das Präparat, als Vorbereitung zur Zelloidineinbettung, in Äther-Alkohol für 3 Tage, welcher nach den ersten 24 Stunden gewechselt werden soll. Vor dem Einlegen in Zelloidin ist es zweckmässig, an zwei entgegengesetzten Seiten des Auges (am besten oben und unten³⁾) eine genügend grosse, am besten etwa 1,5 cm breite Kuppe des Augapfels mit einem scharfen Rasier- oder Mikrotommesser abzutragen. Zur Durchtränkung mit Zelloidin bedient man sich successive in dreitägigen Intervallen einer 1-, 2- und 3%igen Lösung, so dass die Behandlung mit Zelloidin 9 Tage in Anspruch nimmt. Die Einbettung erfolgt in der 3%igen Lösung. Um das Starrwerden des

¹⁾ Lobmayer: Beitr. z. Histologie u. Ätiologie d. erworbenen Linsenstaare. Z. f. ration. Med., N. F., Bd. 5, 1854, S. 56.

²⁾ J. Mawas et A. Magitot: Étude sur le développement du corps vitré et de la zonule chez l'homme. Arch. d'anat. microscopique, 14, S. 41.

³⁾ Zur Orientierung, was an dem herausgenommenen Bulbus oben und unten ist, kann die bekanntlich leicht elliptische, von oben nach unten etwas schmalere Form der Cornea dienen.

Zelloidin herbeizuführen, stelle man die Papierschachtel, die das mit Zelloidin umgossene Auge enthält, in einem grösseren Glasgefässe in Chloroform, und zwar wenigstens bis zu der Höhe der Zelloidinschicht. Natürlich wird das Glasgefäss zugedeckt.

Am nächsten Tage ist die Masse genügend erstarrt. Da aber das 3%ige Zelloidin sich wegen seiner schwachen Konsistenz nicht schneiden lässt, muss das Auge mit einer festeren, konzentrierteren Zelloidinlösung umgeben werden. Zweckmässig ist es, bei dieser Gelegenheit auch die Linse zu entfernen, was so geschieht, dass man das eingebettete Auge ganz von der umgebenden Zelloidinmasse befreit, die eine der beiden schon vor dem Einbetten angelegten Öffnungen nach vorne erweitert, und die Linse vorsichtig durch diese Öffnung mit der Pinzette entfernt. Die Linse kann auch durch Abtragen der Cornea nach vorne durch die Pupille entfernt werden, doch wird in diesem Falle natürlich der aus den Augen angefertigte Totalschnitt kein so hübsches Bild geben, wie bei Vorhandensein der Hornhaut.

Nun wird das vom Zelloidinmantel befreite Auge in Äther-Alkohol kurz abgespült und in dickeres, 8%iges Zelloidin eingelegt, wobei man Sorge trägt, dass das Zelloidin auch in den durch Entfernung der Linse entstandenen Raum eindringt. Das in dieser Weise zum zweitenmale eingebettete Auge lässt sich gut schneiden, besonders wenn der Block noch in Terpeneol nachgehärtet ist. Beim Schneiden wird das Messer ganz schief eingestellt, um dessen ganze Schneide auszunützen.

Die Schnitte sollen nicht zu dünn sein. Beim erwachsenen Menschenauge zeigen 200 μ dicke Schnitte die Glaskörperstruktur am schönsten, eine Schnittstärke, die für die anderen Bestandteile des Auges natürlich viel zu gross ist, infolgedessen sich an den gefärbten Glaskörperpräparaten die Augenhäute in der Regel nur als durch und durch dunkle Silhouetten darstellen.

Die Schnitte kommen zunächst in 90%igen, dann in 80%igen Alkohol, weiter in Jodalkohol, dann in Wasser. Das Jodieren kann eventuell auch wegleiben, da in der Regel die Bildung der Sublimatkristalle schon durch das Aceton unterdrückt ist. Spärliche Kristallbildung wirkt nicht störend. Die Jodierung der Schnitte ist für die Färbung nicht gerade vorteilhaft.

Zur Färbung der Schnitte benützt man 1%iges Bleu de Lyon, oder noch besser das Heldsche molybdänsaure Hämatoxylin, welches zur Färbung des Glaskörpers zuerst von Wolfrum¹⁾ angewendet wurde. Es hat folgende Zusammensetzung:

Hämatoxylin. pur. crist.	1 gr
Molybdänsäure	2 Messerspitzen
Aqua destillata	100 gr

Man lässt die Lösung 2 Wochen lang stehen und dekantiert vor dem Gebrauch. Die Heldsche Färbung lässt die Fibrillen deutlicher hervortreten als das Bleu de Lyon, letzteres hat aber vor jener den Vorzug, die umgebenden Gewebe nicht übermässig zu färben. Es ist daher empfehlenswert, beide

¹⁾ M. Wolfrum: Über Ursprung und Ansatz der Zonulafasern im menschlichen Auge. v. Graefes Arch., 69, 1906, S. 1.

Methoden parallel an den Schnitten desselben Auges anzuwenden. Die Schnitte dürfen weder in Wasser, noch in Alkohol länger verweilen, da die Färbung schon nach einigen Stunden von ihrer Deutlichkeit etwas verliert. Sie werden zum Schlusse durch Alkohol und Karbolxylol in bekannter Weise in Kanadabalsam aufgehoben, nur darf zur Entwässerung kein stärkerer Alkohol als 94% herangezogen werden.

Kurz zusammengefasst gestaltet sich also das Verfahren folgendermassen:

Fixierflüssigkeit	5 Tage
+ $\frac{1}{2}$ T. Aceton	3 "
Aceton mit CaCl_2	3 "
Ätheralkohol	3 "
1% Zelloidin	3 "
2% "	3 "
3% "	3 "
Chloroform zur Erhärtung des Zelloidins	1 Tag
Einbettung in 8%iges Zelloidin	1 "

Erhärtung in Terpeneol, Mikrotomieren, Färbung in 1%igem molybdänsauren Hämatoxylin = 24 Stunden, Bleu de Lyon ebenso lange. (Starke Färbung und Differenzierung in 94%igem Alkohol.) Alle diese Zeitangaben sind als Minima aufzufassen, über die man ohne Schaden für das Gelingen des Präparates hinausgehen darf.

Was das zu verwendende Material betrifft, so ist es vorteilhafter, soweit man eben nicht die senilen Veränderungen des Glaskörpers untersuchen will, das Auge jüngerer Individuen, zu benützen, da man mit dem Auge älterer Individuen nicht selten Misserfolge hat, was im zweiten Teil dieser Arbeit seine Erklärung finden wird. Da die äquatorialen und meridionalen Schnitte gleich wichtig sind und sich gegenseitig ergänzen, entnimmt man zweckmässig beide Augen der Leiche und zerlegt das eine in Frontalschnitte, das andere in Meridionalschnitte.

Natürlich wird man bestrebt sein, möglichst frisches Material zu verarbeiten, wenn man aber schon Präparate aus solchem Material zur Kontrolle besitzt, soll man auch das nicht ganz frische Material nicht abweisen, denn, wie es schon S. Mayer¹⁾ betont hat, ist der Glaskörper verhältnismässig wenig postmortalen Veränderungen unterworfen. Ich besitze Präparate aus 92 Stunden nach dem Tode der Leiche entnommenen Augen, in denen keine Spur einer postmortalen Veränderung zu erkennen ist.

Allgemeines über den Bau des Glaskörpers.

Im lebenden oder frisch der Leiche entnommenen Auge erscheint der Glaskörper als eine glashelle, homogene, gallertartige Masse, die sich auf fester Unterlage ausbreitet und nur

¹⁾ S. Mayer: Über eine neuartige Verwendung des Farbstoffes „Neutralrot“. Arch. f. mikrosk. Anat., 81, 1913, S. 61.

in einem flüssigen Medium suspendiert seine Form bis zu einem gewissen Grade beibehält.

Im Gegensatz zu diesem makroskopischen Verhalten steht das mikroskopische Strukturbild, das uns den Glaskörper als ein Gewirr von Fibrillen vor Augen führt, die ein so dichtes Netz bilden, dass zwischen ihnen nicht einmal ein rotes Blutkörperchen Platz findet. (H. Virchow.)

Dieser Widerspruch zwischen dem makroskopischen Aussehen und der mikroskopischen Struktur galt stets als ein schwerwiegender Beweis in den Händen der Forscher, die die Realität der Fibrillen in Abrede zu stellen suchten, wie z. B. Lieberkühn (1872), Schwalbe (1874), Haensell (1886), Schiefferdecker (1891), van Bambeke (1899).

In viel gemässigerer Form tritt uns diese Skepsis auch noch bei Salzmann entgegen, wie dies folgende Worte dieses Forschers beweisen: „In der Deutung des mikroskopischen Bildes müssen wir beim Glaskörper vielleicht vorsichtiger sein, als bei anderen Geweben. Seine halbflüssige Beschaffenheit im Leben, die geringe feste Substanz, die er auf dem Filter zurücklässt, lassen es begreiflich erscheinen, dass es Skeptiker gibt, die das histologische Bild mehr oder weniger für ein Kunstprodukt erklären.“

Sind die Fibrillen nicht Produkte einer Gerinnung, wie es vielfach behauptet wurde, sondern sind sie in der Tat schon im Lebenden vorhanden, so muss ihre Summe offenbar dem unscheinbaren Rest entsprechen, den der Glaskörper bei Auspressung zurücklässt. Betrachtet man aber die Dichte jenes unentwirrbaren Fibrillennetzes im mikroskopischen Präparate, so mag dies manchem vielleicht ganz unmöglich erscheinen. Dieser Widerspruch wird aber ausgeglichen, wenn man nicht die grosse Menge allein, sondern auch die Feinheit der einzelnen Fibrillen ins Auge fasst.

Die einzelnen Fibrillen sind in der Tat ausserordentlich fein, so fein, dass man sich — obwohl sie sehr enge Maschen bilden — recht gut vorstellen kann, dass sie nicht mehr als 0,21% des ganzen, ihnen zur Verfügung stehenden Raumes einnehmen. Neben den verhältnismässig festeren Fasern gibt es auch eine Menge von Fasern, die so fein sind, dass sie auch bei guten Färbungen an der Grenze der Sichtbarkeit stehen. Man

beobachtet im Glaskörper, selbst bei gelungensten Färbungen, einzelne Stellen, die faserfrei zu sein scheinen. Ich vermute, dass dies Stellen sind, deren Fibrillen bis zur Unsichtbarkeit zart sind.

Wir sind heute schon so weit, dass die Realität der Fibrillen kaum mehr verteidigt zu werden braucht. Einen überzeugenden Beweis ihrer Existenz bilden meines Erachtens die Fasersysteme, die in den Augen derselben Tierart immer ganz regelmässig an derselben Stelle und in derselben Anordnung wiederkehren.

Von der Frage nach der Realität der Fibrillen ist die andere Frage zu trennen, ob ihr Aussehen im mikroskopischen Präparate wirklich ihre Beschaffenheit im lebenden Auge widerspiegelt.

Im Präparate erscheinen die Fibrillen zum grossen Teile als unmessbar feine Bildungen, mit rundem, punktförmigem Durchschnitt. Ob sie im Leben dünner, dicker oder von gleichem Durchmesser sind, lässt sich wohl kaum ausmachen; ein wesentlicher Unterschied dürfte aber, meiner Ansicht nach, nicht bestehen. Dagegen möchte ich mich denjenigen anschliessen, die die an den Fibrillen stets wahrnehmbaren Varikositäten als Kunstprodukte auffassen. Diese Varikositäten fehlen nie, oder nur selten. Sie schliessen sich perlschnurartig dem Verlaufe der Fasern an, besonders aber sind sie an den Kreuzungs- und Verzweigungsstellen zu finden, wo sie oft grössere Klümpchen darstellen und tropfenartig kugelrund erscheinen. Meiner Ansicht nach liegt hier ein Niederschlag aus der zwischen den Fibrillen befindlichen Flüssigkeit, dem Humor vitreus, vor. Ihre gleiche Färbbarkeit mit den Fibrillen bedingt es, dass ihre Trennung von den Fibrillen in der Regel nicht wahrzunehmen ist, dass sie als Verdickungen der Fibrillen selbst erscheinen.

Hierauf ist es zurückzuführen, dass z. B. Addario sie direkt als Bestandteile der Faser bezeichnet. Er hält sie übrigens nicht für Kunstprodukte, sondern für normale Bestandteile der Fibrillen, was er damit begründet, dass sie angeblich schon im frischen, unfixierten Objekte wahrzunehmen sind. Eine Beweiskraft kann ich diesem Argument nicht zuerkennen, da bekanntlich das animale Eiweiss schon durch Temperaturerniedrigung, wie sie durch die Herausnahme des Auges aus dem Körper oder durch die Abkühlung der Leiche nach dem Tode bedingt wird, einer Fällung unterliegen kann.

Salzmann¹⁾ war es, der die Natur der Klümpchen als Fällungsprodukte aus der interfibrillären Flüssigkeit des Glaskörpers richtig erkannte. Der Einwand von Retzius²⁾, dass die Schollen immer nur unmittelbar an den Fasern und nicht auch in den Zwischenräumen zu finden sind, ist meines Erachtens nicht entscheidend. Man kann sich recht gut vorstellen, dass sich die aus der Flüssigkeit bildenden Niederschläge aus physikalischen Gründen ausnahmslos an die Fibrillen anschliessen. Der Hinweis von Retzius, dass die Varikositäten bei verschiedenen Tieren, an verschiedenen Stellen und je nach dem Alter des Tieres verschieden und charakteristisch sind, scheint mir auch nicht viel Beweiskraft für die Entstehung dieser Bildungen aus den Fibrillen selbst zu besitzen. Die Form des Niederschlages wird verschieden sein je nach der chemischen Zusammensetzung der interfibrillären Flüssigkeit und je nach den durch die Stärke und Dichte des fibrillären Gerüstwerkes gegebenen physikalischen Bedingungen, unter denen sie zustandekommen — Faktoren, die nach Spezies, Alter und Lokalisation typische Verschiedenheiten aufweisen.

Als richtige Kunstprodukte will ich diese Schollen und Varikositäten in der weiteren Darstellung bei Seite lassen.

Es fragt sich weiter, in welchem Verhältnis zueinander die einzelnen Bestandteile des fibrillären Gerüsts stehen: verlaufen sie und verschlingen sie sich miteinander isoliert, wie etwa die Fasern eines Wattebauschs, oder hängen sie unter Bildung eines dreidimensionalen Gerüstwerkes anastomotisch miteinander zusammen?

Von den beiden Forschern, die sich bisher am eingehendsten mit den Fibrillen des Glaskörpers beschäftigt haben: Hans Virchow und Retzius, hat sich der eine für die eine und der andere für die andere Anschauung ausgesprochen. Retzius konnte keinen anastomotischen Zusammenhang der Fibrillen nachweisen. Ich kann nicht umhin, meiner Vermutung Ausdruck zu geben, dass für dieses Ergebnis die Methodik von Retzius verantwortlich zu machen ist. Es ist selbstverständlich, dass für

¹⁾ Th. Salzmann: Die Zonula ciliaris und ihr Verhältnis zur Umgebung. Leipzig und Wien 1900.

²⁾ G. Retzius: Über den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Tiere. Biol. Unters., N. F. 6, 1894.

das Studium dieser Frage nur solche Präparate entscheidend sind, die die Fibrillen des Glaskörpers in ihrer natürlichen Lage darbieten. Nun nahm aber Retzius stets nachträglich eine Auslösung des Einbettungsmediums an seinen Schnitten vor, wodurch doch unbedingt eine Störung in der natürlichen Anordnung der Fasern hervorgerufen sein musste.

Hans Virchow¹⁾ hat schon im Jahre 1884 die Natur des Glaskörpers in dieser Hinsicht in richtiger Weise aufgefasst. „Der Glaskörper des Igelauces“ — sagt er — „enthält keine Häute, sondern nur Fasern, welche sich teilend und sich verbindend ein nach allen Seiten gleichartiges, dichtes, an verschiedenen Stellen verschieden dichtes Netz bilden.

Ich muss mich in dieser Hinsicht vollkommen Hans Virchow anschliessen, gegenüber Retzius und auch J. Kubik²⁾, der die Fasern sich verzweigen, aber nicht in gegenseitige anastomotische Verbindung miteinander treten lässt. Es scheint mir ein Ding der Unmöglichkeit, im mikroskopischen Gewirr der Glaskörperfibrillen beim Nachweis von unmittelbaren Verbindungen von Fasern miteinander bestimmt sagen zu können, ob es sich hier um einen Astwinkel oder eine Anastomose benachbarter Fasern handelt.

Liest man die Arbeiten, die sich mit den Glaskörperfibrillen befassen, so erhält man den Eindruck, dass man diese bisher in einer Hinsicht nicht ganz richtig aufgefasst hat. Obgleich es nicht möglich ist, einen bestimmten Ausspruch in den Äusserungen der Forscher zu bezeichnen, in der diese Auffassung scharf präzisiert wird und es sich um etwas handelt, was gewissermassen nur zwischen den Zeilen zu lesen ist, so gewinnt man doch den Eindruck, dass die Fibrillen sozusagen als passive, unbelebte, etwa den kutikulären Bildungen vergleichbare Gebilde aufgefasst werden, die in der Form, wie sie entstanden sind, durch das ganze Leben hindurch oder bis zu ihrem Zugrundegehen unverändert erhalten bleiben und zu weiteren Differenzierungen und Umgestaltungen nicht mehr befähigt sind.

¹⁾ H. Virchow: Demonstration von Augenpräparaten. Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. z. Würzburg, 1884, S. 54.

²⁾ J. Kubik: Über die Darstellung des Glaskörpergerüsts und peripherer markloser Nervenfasern nach S. Mayers Methode. Arch. f. mikr. Anat., 81, 1913, S. 74.

Diese Auffassung scheint mir eine vollkommen verfehlte zu sein. Sie ist aus der ungenügenden Kenntnis des Glaskörpers in verschiedenen Stadien des Lebens zu erklären.

Die Glaskörperfibrillen scheinen im Gegenteil in hohem Maße plastische, zu weitgehenden Differenzierungen befähigte Gebilde zu sein, die während des Lebens einer fortschreitenden Differenzierung, selbständigem Wachstum und fortwährender Umgestaltung unterworfen sind. Sie reagieren auch schon auf kleinste Reize, auf pathologische Störungen der inneren Flüssigkeitszirkulation des Auges und auf physiologisch-mechanische Beanspruchung, auf erstere mit Verflüssigung, auf letztere mit bestimmter Differenzierung und Gruppierung ihrer einzelnen Fibrillen.

Die Fibrillensysteme, Fibrillenbündel und Fibrillenströme des Glaskörpers bilden ein charakteristisches Merkmal dieses Gewebes und einen auffallenden typischen Bestandteil des mikroskopischen Bildes.

Allerdings sind diese Fasersysteme nur mit schwachen Vergrößerungen gut zu erkennen. Bei der Betrachtung mit stärkeren Linsen tritt die Regelmässigkeit der Systeme stark zurück, indem der zweite Bestandteil des Fibrillenwerkes, nämlich das zwischen den in bestimmter Richtung orientierten Fasern befindliche und mit diesen anastomotisch zusammenhängende regellose Füllwerk das Bild beherrscht, umsomehr, als an den meisten Schnitten von den orientierten Fasern nur ganz kurze Segmente im Präparate, bei der Betrachtung mit starken Linsen, enthalten sind. Überhaupt ist die Schnittrichtung für das Studium der einzelnen Fasersysteme von der grössten Bedeutung. Bei unzureichender Schnittrichtung entziehen sie sich oft vollkommen der Wahrnehmung. Die einzelnen Systeme erfordern verschiedene Schnittrichtungen zur genauen Beobachtung; für gewisse Faserbündel und Faserströme sind nur äquatoriale und mit der Äquatorialebene parallele, für andere meridionale Schnitte vorteilhaft.

Weiterhin wird hier der Nachweis erbracht werden, dass diese Fasersysteme im Fibrillenwerke des Glaskörpers nicht etwa Reste der embryonalen Struktur des Glaskörpers sind, nicht etwa Bildungen darstellen, die schon in fötaler Zeit angelegt sind, sondern dass sie zum grössten Teile Produkte einer späteren, im extrauterinen Leben stattfindenden Umlagerung, Differenzierung und Neu-gruppierung der Fibrillen sind. Die Bedingungen, unter denen und

auf deren Einwirkung sie zustandekommen, sind etwas verschieden, immer aber handelt es sich, wie gesagt, um eine Neugruppierung schon vorhandener Elemente und nicht etwa um das Hereinwachsen neu entstandener Fibrillen aus den den Glaskörper formenden Bestandteilen, etwa der Retina, in den Glaskörper.

Hans Virchow stellt in seinem schon zitierten hochwichtigen Referate vier Gesichtspunkte in den Vordergrund, die mit der Herausbildung von besonderen Strukturen im Glaskörper in ursächlichen Zusammenhang gebracht werden können. Es sind dies folgende: mechanisch zweckmässige Anordnung, Reste fötaler Bildungen, Alters- und Degenerationserscheinungen.

Für die Herausbildung der in jugendlichen Augen sichtbaren normalen Struktur kommen natürlich von diesen Momenten nur die zwei ersten in Betracht. Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich aber das von Virchow an zweiter Stelle namhaft gemachte Moment ausschliessen, nämlich den Einfluss von Resten fötaler Bildungen. Somit bleibt also nur die mechanisch zweckmässige Anordnung übrig. Vollkommen falsch ist die Auffassung, der wir über die Bedeutung und Entstehung dieser sekundären Differenzierung bei einzelnen Forschern, besonders bei Addario,¹⁾ begegnen. Die Beobachtung, dass sich im vorderen Teile des Glaskörpers bei den meisten Tieren ein besonders differenziertes Bündel von Fibrillen herausbildet, das sich der Pars coeca retinae anschliesst und mit diesem Teil des Auges inniger zusammenhängt als mit anderen Teilen, genügt ihm zur Aufstellung der Hypothese, dass dieses Bündel aus der Pars coeca retinae resp. aus dem Grenzgebiete zwischen Pars optica und coeca hervorgegangen ist, und dass diese Stelle der Netzhaut für die Bildung der Glaskörperfibrillen von besonderer Wichtigkeit sei. Die Beobachtung, dass diese Anheftung sich erst sekundär herausbildet, entzieht dieser Ansicht vollkommen den Boden. Dass sich der Glaskörper mit Rücksicht auf die spezifischen mechanischen Bedingungen im Innern des Auges irgendwo stark anheften muss, ist leicht erklärlich, ebenso wie auch der Umstand, dass zu dieser festeren Verbindung die Pars coeca retinae und nicht die optisch wirksame, zur Erfüllung solcher mechanischer Bedingungen ungeeignete Pars optica benützt wird. Sobald einmal der Glaskörper aus seiner primären Bildungs-

¹⁾ C. Addario: La matrice ciliare delle fibrille del vitreo, loro forma e disposizione, nonché loro rapporti etc. Archivio di Ottalmologia, 1904, S. 206.

stätte — sei sie nun Retina oder Linse — hervorgegangen ist, schliesst er die Bedingungen nicht nur des selbständigen Wachstums, sondern auch der selbständigen Differenzierung in sich. Der einzige Gesichtspunkt, den wir für die Herausbildung der Faserzüge und Systeme im Glaskörper als ursächliches Moment verantwortlich machen können, ist die mechanisch zweckmässige Anordnung.

Wenn wir berücksichtigen, dass fibrilläre Strukturen auch in anderen Geweben immer auf eine mechanische Bestimmung schliessen lassen (Heidenhain¹⁾), ist es von vornherein höchst wahrscheinlich, dass die Glaskörperfibrillen und die in ihrem Gewirr hervortretenden besonderen Systeme mechanischen Zwecken dienen.

M. v. Lenhossék²⁾ war der erste, der die Fasersysteme des Glaskörpers mit den Trajektorien der Knochenspongiosa verglichen hat. Des weiteren hat dann J. Kuschel³⁾ in einer beachtenswerten Arbeit diesen Gedanken aufgenommen und weiter ausgeführt. Nach Kuschel steht die Zartheit und fadenförmige Beschaffenheit der einzelnen Glaskörperfibrillen der Auffassung entgegen, dass hier Bildungen vorliegen, die Druckkräfte vermitteln, wohl aber dürften die Fibrillen geeignet sein, Zugwirkungen zu verkörpern.

Im einzelnen wird es wohl sehr schwer sein, die Fasersysteme des Glaskörpers ihrer mechanischen Bedeutung nach zu analysieren; wir werden wohl über die allgemeine Auffassung dieser Bildungen als statisch bedingter Trajektoriensysteme kaum hinauskommen.

Berücksichtigt man die charakteristische Struktur des Glaskörpers mit all ihren Faserdifferenzierungen, so wird man mehr und mehr die Berechtigung der Anschauung von Tscherning, Anderson, Stuart und Schoen anerkennen, die den Glas-

¹⁾ M. Heidenhain: Plasma u. Zelle. I. Handb. d. Anat. d. Menschen. Herausg. v. Bardeleben, 1910.

²⁾ M. v. Lenhossék: Die Entwicklung und Bedeutung der Zonulafasern nach Untersuchungen am Hühnchen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911, S. 280.

³⁾ J. Kuschel: Die Architektur des Auges in ihren hydrostatischen Beziehungen zum intraokularen Stromgefälle. Zeitschr. f. Augenheilk., 1907, Bd. 17, S. 270.

körper nicht etwa als ein indifferentes Füllmaterial, sondern als ein besonderes Organ aufgefasst wissen möchten. Wir müssen Stilling¹⁾ vollständig zustimmen, wenn er dieser Auffassung mit folgenden Worten Ausdruck verleiht: „Der Glaskörper ist kein Füllsel und kein wassergefüllter Sack, sondern ein wirkliches, differenziertes Organ, sehr verschieden bei verschiedenen Tierklassen und in den einzelnen Gruppen gebaut.“

Die mechanischen Bedingungen, die für die Herausbildung einer „Architektur des Glaskörpers“ in Betracht kommen, können nur in den inneren Druckverhältnissen des Auges gegeben sein. Da diese Bedingungen im allgemeinen geringfügig sind, werden auch die dadurch veranlassten Differenzierungen der Glaskörperstruktur nicht weitgehend sein. Eine besondere Stellung nimmt aber in dieser Beziehung der vorderste Abschnitt des ursprünglichen Glaskörpers ein, dem die Aufgabe zuteil geworden ist, bei der Akkomodation eine besondere Rolle zu spielen, d. h. die Zugwirkung des Ciliarmuskels auf die Linse zu vermitteln. Hier ist die Differenzierung eine so weitgehende, dass sie zur Herausbildung eines scheinbar selbständigen Gebildes geführt hat, das mit Recht als Zonula ciliaris besonders bezeichnet wird, und bis vor kurzem nicht nur anatomisch, sondern auch genetisch als ein vom Glaskörper vollkommen unabhängiges Organ betrachtet wurde. Nur auf Grund neuerer embryologischer Untersuchungen (Retzius, v. Lenhossék) ist es bekannt geworden, dass wir in der Zonula nichts anderes als die vorderste Abteilung des Glaskörpergewebes zu erblicken haben, die der ihr zugewiesenen besonderen mechanischen Aufgabe gemäss sich in ganz besonderer und weitgehender Weise differenziert hat, während der dahinter befindliche Teil des Glaskörpers sich sekundär, wahrscheinlich um zu verhindern, dass seine feinen Fibrillen während der Akkomodation zwischen die Zugfasern der Zonula hineingepresst werden (Lenhossék), von dieser durch eine Verdichtungsmembran, die „vordere Grenzschicht“, abschliesst. Die Zonula ist also, gemäss dieser Auffassung, nichts als eine besonders stark differenzierte Glaskörperpartie, deren ausgesprochene selbständige Differenzierung uns aus ihrer mechanischen Rolle klar und leicht verständlich wird.

¹⁾ J. Stilling: Über den Mechanismus der Akkomodation. Zeitschrift f. Augenheilk., Bd. 25, 1911, S. 19.

Dementsprechend wäre es logisch, in die Beschreibung des Glaskörpers auch die des Zonularteiles einzuschliessen. Von genetischem Standpunkt ist die Trennung von Zonula und eigentlichem Glaskörper durchaus künstlich zu nennen. Wenn wir trotzdem in dieser Arbeit von der Beschreibung der Zonula Abstand genommen haben, so ist dies aus praktischen Gründen genügend gerechtfertigt: liegt doch über die Zonula des menschlichen Auges bereits eine ausführliche, den Gegenstand beinahe erschöpfende Literatur vor, in der besonders die wohlbekannte Arbeit von Salzmann hervorragt.

Mit einigen Worten nur möchte ich mich über eine Frage äussern, die vielleicht im Bereiche dieses Gegenstandes die grösste Zahl literarischer Äusserungen aufzuweisen hat, bald aber wohl in ihrer Gesamtheit nur der Vergangenheit wird zugezählt werden können. Es ist dies die Frage nach der *Membrana hyaloidea*. Nach meiner Überzeugung, der ich schon an anderer Stelle¹⁾ Ausdruck gegeben habe, gibt es eine solche Membran, wenn wir absehen von der schon oben erwähnten vorderen Grenzschiicht des Glaskörpers, die aber schon in der Gegend der Ora serrata aufhört, überhaupt nicht. Was früher als solche bezeichnet wurde, stellt nichts anderes dar als die künstlich abgelöste und dem Glaskörper anhaftende innerste Schicht der Netzhaut, die *Membrana limitans interna retinae*. Ich schliesse mich in dieser Beziehung vollkommen den Autoren an, die sich schon früher in diesem Sinne geäussert haben, und finde mich in Übereinstimmung mit dem neuesten Autor, Salzmann²⁾, der sich hierüber folgendermassen äussert: „Man mag darüber streiten, ob diese Haut, die bei post-mortaler oder artifiziereller Ablösung des Glaskörpers von der Retina gewöhnlich als eine deutliche Membran an der Oberfläche des Glaskörpers haften bleibt (die *Membrana limitans interna*) der Netzhaut oder mehr dem Glaskörper zugehöre, und man mag sie dementsprechend *Membrana limitans interna retinae* oder *hyaloidea* nennen, das eine ist sicher, dass ausser ihr keine zweite Membran zwischen den Basen der Müllerschen Fasern und der Grenzschiicht des Glaskörpers existiert.“

¹⁾ A. Szent-Györgyi: Unters. über den Glaskörper etc. 1914.

²⁾ M. Salzmann: Anatomie und Histologie des menschlichen Augapfels. Leipzig und Wien, 1912.

In der Literatur spielt vielfach die Trennung des Glaskörpers in eine Rindensubstanz und einen Kern eine Rolle. Diese Trennung trifft in der Tat für den Glaskörper der Säugetiere im allgemeinen zu: zumeist besteht der Glaskörper aus einer lockeren äusseren Partie und aus einem festeren inneren Teil. Beim Menschen liegt aber die Sache anders. Besonders Stilling¹⁾ hat es festgestellt, aber auch schon vor ihm wurde auf Grund gehärteter Präparate vielfach beobachtet, dass der Glaskörper des Menschen ein gerade entgegengesetztes Verhalten zeigt, indem er in seinem inneren Teile locker, in seiner oberflächlichen Partie fester gefügt erscheint. Demgemäss kann der Name „Rinde“ beibehalten werden, während die mit dem Begriff eines härteren Bestandteiles verknüpfte Bezeichnung „Kern“ nicht zur Anwendung kommen kann und durch „Glaskörpermark“ oder einfach „zentrale Substanz“ ersetzt werden muss.

Schon bei Stilling begegnen wir Andeutungen darüber, dass der Glaskörper im extrauterinen Leben Änderungen und besonders im höheren Alter senilen Erscheinungen unterworfen ist. Bei Retzius finden sich auch histologische Belege hierfür.

Meine Untersuchungen führten zur Erkenntnis, dass diese inneren Umgestaltungen viel ausgiebiger und typischer sind als wir es uns dachten. Zum grössten Teil fallen sie noch unter den Begriff der progressiven Entwicklung, worunter aber nicht die Bildung neuen Glaskörpergewebes, sondern nur eine fortschreitende innere Differenzierung zu verstehen ist. In den ersten Lebensjahren leitet sich sozusagen eine vollkommene Umordnung der inneren Glaskörperstruktur ein, die etwa im Auge des 3 Jahre alten Kindes ihren provisorischen Abschluss findet. Gleichwohl bietet uns der Glaskörper des 13 Jahre alten Knaben wieder ein anderes Bild dar, das sich im allgemeinen etwas einfacher darstellt, indem jene stark hervortretenden Systeme, die das Bild im Auge des 3 jährigen Kindes beherrschten, hier zum grossen Teile verschwunden sind. Vom 13. bis zum 18. Jahre gestaltet sich das Bild wieder um und erscheint erst im Auge des 19 jährigen Menschen an einem gewissen Ruhepunkt angelangt. In diesem Alter ist nunmehr eine Struktur ausgeprägt, die sich fernerhin nicht mehr durch das Auftreten neuer Strukturen umgestalten, sondern nur

¹⁾ a. a. O., S. 23—25.

durch stärkere Ausprägung und geringfügige Verlagerung einzelner bereits vorhandener Systeme etwas verändern wird. In diesem Sinne schreitet die Differenzierung, wenn auch ausserordentlich langsam, bis zum hohen Alter fort, sogar in einer Periode, in der daneben schon regressive senile Veränderungen nicht nur aufgetreten sind, sondern sogar schon einen hohen Grad erreicht haben.

Die innere Differenzierung des Glaskörpers ist also mit der Geburt durchaus noch nicht vollendet, vielmehr fällt der grösste Teil derselben auf die postnatale Periode; besonders ausgesprochen ist sie in den ersten Lebensjahren, bleibt aber noch ziemlich lebhaft bis zum 19. Jahre. Von diesem Alter angefangen zeigt sie einen langsameren Fortgang, setzt sich aber ununterbrochen während des ganzen Lebens fort und fällt trotz ihres entschieden progressiven Charakters im höheren Alter schon mit daneben sich abspielenden regressiven Erscheinungen zeitlich zusammen. Unter diesen Umständen ist es unmöglich zu sagen, wann der Glaskörper eigentlich seine volle Entwicklung erreicht hat. Er erreicht überhaupt keine dauernde innere Ausgestaltung, sondern lässt während des grössten Teiles des Lebens eine fortschreitende innere Differenzierung erkennen.

Schon vorhin wurde auf einen Unterschied zwischen dem Glaskörper des Menschen und der Säugetiere in dem umgekehrten Konsistenzverhältnis von äusserer und zentraler Schicht hingewiesen. Ein zweites hierher gehörendes Moment ist, dass das fibrilläre Gerüst des menschlichen Glaskörpers im allgemeinen feiner, aus zarteren Elementen bestehend erscheint, als das des tierischen. Im ganzen ist der Bau ein feinerer und zierlicherer. Damit hängt auch der bereits von Stilling festgestellte Unterschied zusammen, dass der menschliche Glaskörper weicher, zerfliesslicher ist als der von anderen Säugetieren.

Das Material, das mir zur Verfügung stand, ist ein ziemlich grosses. Vom vollkommen entwickelten Menschen vermochte ich eine grosse Anzahl Augen zu untersuchen, bis zum 18. Lebensjahre aber stand mir leider nur ein geringeres Material zur Verfügung, so dass meine Studien in dieser Beziehung nicht ganz lückenlos genannt werden können. Ich konnte durch den Vergleich von Augen, die gleichalterigen Individuen entnommen waren, feststellen, dass in jedem Falle gewisse geringfügige individuelle Unterschiede vorhanden sind, dass diese Schwankungen aber um-

so geringfügiger werden, je mehr wir uns dem Greisenalter nähern. Allerdings wäre es möglich, dass diese Differenzen mit gewissen physiologischen Momenten, etwa der verschiedenen Refraktion des Auges, in Zusammenhang gebracht werden können, worüber mir aber keine Anhaltspunkte zur Verfügung stehen.

Es wäre natürlich am allerbesten, wenn man die Systeme der Glaskörperfibrillen sofort so beschreiben könnte, wie sie im Raume eigentlich liegen. Eine solche Beschreibung wäre aber sehr schwerfällig und kompliziert. Zweckmässiger und einfacher erscheint es, von der Beschreibung des im Schnitte sich darstellenden Bildes auszugehen. Eine solche Beschreibung der Systeme ist dadurch ermöglicht, dass die Systeme nicht unregelmässig in allen denkbaren Ebenen liegen, sondern sich im wesentlichen in drei Gruppen einteilen lassen, in

1. meridionale, bzw. longitudinale,
2. in zirkuläre bzw. äquatoriale, und
3. in radiäre.

Alle drei Systeme haben denselben Mittelpunkt, der für ihre Anordnung massgebend ist, nämlich den geometrischen Mittelpunkt des Auges.

Dank diesem gemeinschaftlichen Mittelpunkte lassen sich diese drei Systeme wieder in zwei Gruppen zusammenfassen, nämlich in die meridional verlaufenden, die also am deutlichsten an einem Meridionalschnitte des Auges zur Beobachtung kommen und in die äquatorial und radiär verlaufenden, die sich am klarsten auf einem durch den Äquator des Auges geführten Frontalschnitte darstellen.

Diese Verhältnisse ermöglichen es, eine erschöpfende Beschreibung der Glaskörperstruktur und ihrer Systeme durch Beschreibung meridionaler und äquatorialer Schnitte zu geben. Da die meridionalen Systeme der nasalen und temporalen Seite des Auges nicht ganz symmetrisch sind, habe ich die Meridionalschnitte nicht regellos angelegt, sondern stets die Horizontalebene bevorzugt, resp. der Beschreibung meiner Befunde in dieser Ebene angefertigte Schnitte zugrunde gelegt.

Da die im Glaskörper befindlichen Zellen und zellenähnlichen Gebilde schon eine grosse Literatur aufweisen, in der besonders die Namen A. Iwanoff, Schwalbe, Retzius, H. Virchow, Bertachini, Addario, Mawas und Magitot hervorragten,

und in der dieser Gegenstand eine erschöpfende Behandlung findet, habe ich in vorliegender Arbeit diese Bildungen vollkommen unberücksichtigt gelassen, um so mehr, da die Untersuchung dieses Gegenstandes eine spezielle, mit besonderen technischen Verfahren vorgehende Untersuchung erfordert haben würde. Es war auch nicht mein Zweck, den Glaskörper des Menschen nach allen Richtungen hin erschöpfend zu behandeln, sondern nur der, ein Bild der Anordnung und des Verhaltens des fibrillären Gerüstwerkes im Auge des Menschen zu geben.

Spezieller Teil.

Glaskörper des 7 Monate alten Fetus. (Fig. 1.)

Ich beginne mit diesem Stadium, da es ungefähr den Zeitpunkt darstellt, mit dem die spezifisch embryologische Darstellung des menschlichen Auges aufhört. Entsprechend dem Zwecke dieser Arbeit, nur ein Bild des fertigen Glaskörpers zu geben, möchte ich auf die Berücksichtigung der umfangreichen embryologischen Literatur des Gegenstandes und besonders auf die Berührung der so viel diskutierten Frage nach der Histogenese des Glaskörpers verzichten.

Bei der Betrachtung eines horizontalen Axialschnittes des Auges, wie er in Taf. XVI vorliegt, fällt sofort die Asymmetrie in der Struktur des Glaskörpers zwischen temporaler und nasaler Hälfte auf. Bedingt wird diese Asymmetrie handgreiflich durch eine vom Sehnervenkopf zur hinteren Linsenfläche ziehende Bildung, den Canalis hyaloideus von Cloquet.

Der Kanal entspringt an der leicht vertieften Papille, und zwar entsprechend ihrer ganzen Breite, mit einer kegelförmigen Erweiterung, der Area Martegiani, und nimmt seine Richtung geradlinig gegen die Linse, und zwar nicht gerade nach der Mitte von deren hinterer Fläche, sondern nach einer etwas nasalwärts vom hinteren Linsenpol gelegenen Stelle zu. Der an der Papille beginnende Kegel zieht sich unter allmählicher Verschmälerung etwas über die Mitte des Abstandes zwischen Papille und Linse aus und geht hier in den kurzen Isthmus des Kanales über, in dessen Bereich sich die Wände des Kanales so sehr nähern, dass gerade nur die Arteria hyaloidea Platz findet. Zuletzt folgt dann hinter der Linse das breite, ziemlich regelmässig dreieckige,

gegen die Linse sich allmählich erweiternde Infundibulum, mit dem der Kanal sein Ende findet.

Wie es durch die Arbeiten von J. Stilling und Schwalbe (1874) festgestellt worden ist, ist der Kanal durch eine membranartige Bildung gegen seine Umgebung abgegrenzt, die, wie wir es seit Haensell (1888) und Retzius (1894) wissen, eine fibrilläre Verdichtungsmembran des Glaskörpers ist, entstanden durch dichtere Gruppierung der Fibrillen und Auftreten einer dickflüssigen Interfibrillärsubstanz, ähnlich der vorderen Grenzschicht des Glaskörpers, durch die dieser sich gegen den Zonularraum abschliesst. Ich kann den bisherigen Beschreibungen dieser Grenzmembran des Can. hyaloideus folgende Einzelheiten beifügen. Sie ist nicht überall gleich stark entwickelt; an der nasalen Seite ist sie im allgemeinen schwächer als temporal. Mit starken Linsen betrachtet, erscheint sie nirgends homogen, sondern lässt eine Längsstreifung erkennen. Sowohl nach innen wie nach aussen hängt sie unmittelbar mit dem sie umgebenden Glaskörpergewebe zusammen. An allen solchen Stellen, wo die Membran tangential getroffen ist, lässt sie sich unschwer in ihre beiden Bestandteile: in ein ungemein feines und dichtes Fasergeflecht und in eine homogene, verdichtete Interfibrillärsubstanz auflösen. Das Fasergeflecht umfasst alle Fibrillensorten von den feinsten zu den grössten; der grösste Teil der Fasern läuft in der Längsrichtung des Kanales. Die Fasern laufen parallel oder überkreuzen sich spitzwinklig; sie werden durch quer und schief verlaufende Fasern miteinander verbunden. Die Längsfasern sind gewöhnlich die stärkeren. Vielfach erscheint die Membran wie aus mehreren konzentrischen Lamellen zusammengesetzt, indem die unregelmässigen Fibrillen, in mehreren flächenförmigen Netzen angeordnet, mehrere besondere Membranellen zu bilden scheinen.

Stellenweise kann sich die Membran ganz auflockern, um sich aber gleich wieder zu einer festeren Membran zu verdichten. Untersucht man sie mit starken Vergrösserungen in der Nähe der Sehnervenpapille, so erkennt man, dass die Membran, wenn man sie von vorne nach hinten verfolgt, die Oberfläche der Papille nicht ganz erreicht, sondern sich schon früher in ihre Elemente auflöst und verschwindet. Nur einzelne isolierte Fasern scheinen mit der Membrana limitans in den peripherischen Teilen des Sehnervenkopfes in unmittelbare Verbindung zu treten. Nur in

diesem reduzierten Sinne ist die Angabe Stillings, derzufolge die Membran des Glaskörperkanales am Sehnervenkopf inserieren soll, zu bestätigen. Ihre kräftigste Entwicklung erreicht die Membran im vordersten Teil des Isthmus, wo sich zu ihrer Bildung besonders starke, gerade Fasern vereinigen, am schwächsten erscheint sie dagegen im Bereiche des Infundibularteiles. Zu erwähnen ist noch, dass die Membran nicht überall einen geradlinigen Verlauf zeigt, sondern stellenweise wellige Biegungen erkennen lässt.

Ich wiederhole nur bereits Bekanntes, wenn ich betone, dass wir es hier nicht eigentlich mit einem Kanal mit leerem Lumen, sondern nur mit einer besonders locker gesponnenen Glaskörperpartie zu tun haben, die sich gegen den übrigen, dichter gebauten Glaskörper durch eine besondere Verdichtungsmembran abschliesst. Es wäre daher nicht unberechtigt, den Namen „Canalis“ durch einen anderen zu ersetzen; Tractus hyaloideus scheint mir aber hierzu nicht ganz geeignet zu sein, da unter Tractus in der Anatomie in der Regel Bildungen verstanden werden, die kräftiger, substantiöser sind als ihre Umgebung.

Der Inhalt des Kanales ist ebenfalls nur Glaskörpergewebe, das aber in der ganzen Ausdehnung des Gebildes bedeutend lockerer gebaut ist, als der übrige Teil des Corpus vitreum. Im einzelnen aber lassen sich in dieser Hinsicht gewisse Verschiedenheiten in den verschiedenen Abteilungen des Kanales feststellen. Am lockersten erscheint das Gewebe in der Area Martegiani, etwas dichter im Isthmus und am dichtesten und dabei aus den zartesten Fasern bestehend im Bereich des Infundibulum. Am größten ist das Netzwerk der Fibrillen in der Area. Hier lässt es auch keine besondere Orientierung seiner Elemente erkennen, nur einige Fasern, besonders die stärksten, verlaufen der Länge nach. Im mittleren Teil des Kanales leitet sich eine longitudinale Anordnung der Fibrillen ein, die sich dann noch eine kurze Strecke im Infundibularteil verfolgen lässt. Im letzteren Teil ist das Geflecht am allerdichtesten, es besteht aus ganz zarten, vielfach miteinander anastomosierenden Fibrillen. Eine naturgetreue und künstlerische Illustration dieser Verhältnisse findet der Leser in dem Werke von Retzius, worin auf Taf. 29, Fig. 1 die entsprechenden Verhältnisse beim 6 Monate alten Fötus abgebildet sind.

Im Kanal verläuft die Arteria hyaloidea. Am vordersten Ende des Isthmus, entsprechend dem Beginne des Infundibularteiles, zerfällt sie in ihre Äste, die zum Teil im Innern dieses Teiles, zum Teil aber randständig im Anschluss an die Grenzmembran verlaufen. Auf die Anordnung der Fibrillen im Innern des Kanales übt die Arterie kaum einen Einfluss aus. Mit stärkeren Vergrösserungen überzeugt man sich, dass sich die Fibrillen vielfach an der Wandung der Arterie und besonders ihrer vordersten Verästelung anheften. An den Teilungsstellen der Arterie scheinen sich die Fibrillen etwas dichter anzuordnen.

Im Auge des 7 Monate alten Fötus ist die Arteria hyaloidea noch in ihrer ganzen Ausdehnung als zusammenhängende, wenn auch ziemlich dünne Arterie ganz gut nachzuweisen. Ich betone dies deshalb, weil Stilling sie schon um einen Monat später nicht hat nachweisen können. Vielleicht liegen hier individuelle Schwankungen vor. Es scheint mir nämlich unwahrscheinlich, dass eine so kräftige Bildung, wie sie die Arterie in dem meiner Beschreibung zugrunde liegenden Präparat darstellt, binnen eines Monates ganz dem Schwund anheimfallen könnte.

Wenden wir uns nun dem ausserhalb des Kanales gelegenen Glaskörper zu, so fällt uns zunächst in dessen vorderster, der Gegend der Ora serrata angehörender Partie eine gewisse Asymmetrie zwischen nasaler und temporaler Seite auf. Meinen Befunden gemäss lässt sich diese Asymmetrie zum Teil darauf zurückführen, dass der Glaskörper hier auf beiden Seiten in seiner Differenzierung sich auf verschiedenen Stadien befindet: temporal ist die Differenzierung weiter vorgeschritten als nasal.

Betrachten wir zuerst die nasale Seite.

Der Glaskörper hat sich gegen den Zonularraum bereits durch eine Verdichtung, die erste Anlage der vorderen Grenzschicht, abgegrenzt, doch ist diese gegen später noch ziemlich schwach entwickelt. Die Grenzschicht beginnt an der hinteren Fläche des seitlichen Linsenumfanges und zieht, zuerst stärker werdend, dann aber sich allmählich abschwächend, nach aussen; sie erreicht aber die Ora serrata lange nicht, sondern löst sich schon in der Höhe der Ciliarfortsätze in ihre Fasern frei auslaufend auf. Die Zonulafasern nehmen bloss von der Corona ciliaris ihren Ursprung. Vom Orbiculus ciliaris sehen wir einen breiten Strom zarter Glaskörperfibrillen entspringen. Schief ge-

kreuzt wird dieses Fibrillensystem durch ein Bündelchen, das in der Gegend der Ora serrata entstehend, ohne Zweifel die erste Anlage der noch fehlenden äusseren Partie der vorderen Grenzschicht des Glaskörpers darstellt; sie hat noch keinen Zusammenhang mit der schon angelegten inneren Abteilung dieser Grenzschichte; letztere geht also aus zwei getrennten Teilen hervor.

An der temporalen Seite finden wir im wesentlichen dieselben Verhältnisse, mit dem Unterschied nur, dass die soeben auf der nasalen Seite beschriebene äussere Abteilung der vorderen Grenzschicht bereits stärker entwickelt und mit dem medialen Teil bereits einheitlich verbunden ist, wobei aber die Unterscheidung der beiden Abteilungen der Grenzschicht, der medialen und lateralen, immer noch möglich ist. Die laterale Partie der Membran wird auch hier gekreuzt von dem aus Glaskörperfibrillen gebildeten, vom Orbiculus ciliaris ausgehenden Bündel.

Wir sehen also, dass der spätere Zonularraum hier zwei wesentlich verschiedene Abteilungen in sich begreift. Der vordere, den Ciliarfortsätzen entsprechende Raum enthält im wesentlichen nur die Zonulafasern, der laterale, dem Orbiculus ciliaris entsprechende Abschnitt, von Garnier und Czermak als „Orbicularraum“ vom eigentlichen Zonularraum abgetrennt, wird von einem dichten Glaskörpergewebe ausgefüllt, das vom Ciliarepithel ausgehend und die Grenzschichte passierend, schief nach hinten in den übrigen Glaskörper übergeht. Auch in diesem Gebiete sind schon einzelne stärkere, parallel der Anlage der Grenzschicht folgende Fasern nachzuweisen, in denen wir die späteren lateralsten Zonulafasern erblicken dürfen.

Ganz bis zur Ora serrata reicht die Grenzschicht auch in diesem Stadium nicht, sondern löst sich kurz vor dieser in ihre Fibrillen auf.

Betreffs der Zonula möchte ich nur des interessanten Tatbestandes Erwähnung tun, dass in diesem Stadium die Zonulafasern nicht nur an den Ciliarfortsätzen entspringen, sondern auch, und zwar in ziemlich dichter Anordnung, am äusseren Drittel der hinteren Irisoberfläche, ja sogar ab und zu auch noch bis etwa zu deren Mitte. Wichtig ist die bestimmt nachweisbare Tatsache, dass die Zonula in diesem Stadium immer noch nicht nur aus den stärkeren eigentlichen Zonulafasern besteht, sondern auch noch aus einem Rest feiner, zwischen den stärkeren Fasern

sich ausspinnender und mit diesen anastomotisch verbundener netzförmiger Glaskörperfibrillen. Der Schwund dieses intermediären Netzes, aus dem sich die Zonulafasern herausdifferenzieren haben, ist also in diesem Stadium noch nicht vollkommen abgeschlossen.

Ich möchte aus diesem Anlass auf den von mir geführten Nachweis hinweisen, dass bei gewissen Reptilien, wie bei den Eidechsen, dieses intermediäre Fibrillennetz zeitlebens erhalten bleibt.

Bezüglich des Glaskörpergewebes lässt sich im allgemeinen sagen, dass die Einzelfibrillen etwas stärker sind als in den reiferen Stadien und ihr Geflecht nicht so dicht erscheint wie später.

Die Anordnung der im Glaskörpergewebe hervortretenden stärkeren Fasersysteme lässt den Glaskörper in drei Partien teilen, und zwar: a) eine Randpartie, b) ein intermediäres sagittales Fasersystem und c) eine die axialen Gebiete des Glaskörpers einnehmende lockere und regellosere innere Abteilung. Der Canalis hyaloideus liegt nicht in der Mitte dieser letzten Abteilung, sondern an ihrem nasalen Rande, an der Grenze zwischen ihr und dem nasalen sagittalen Faserbündel.

Die periphere Abteilung des Glaskörpers (Textfig. 1a) zeigt im allgemeinen eine netzartige Beschaffenheit der Glaskörperstruktur, immerhin aber mit Vorwiegen der sagittalen Richtung der Fasern. Ihren Ausgangspunkt hat diese longitudinale Faserichtung an dem unmittelbar vor der Ora serrata liegenden Teil des Ciliarepithels. Die äusseren Elemente dieses Systems schliessen sich im grossen und ganzen in ihrem Verlauf der Konkavität der Netzhaut an, während die mehr innen gelegenen, mehr und mehr sich von der Netzhaut emanzipierend, die Richtung gegen den Sehnervenkopf einschlagen und so den Übergang zu dem intermediären sagittalen System vermitteln. Nach hinten zu wird die Anordnung der Fasern allmählich regelloser, so dass die sagittale Richtung schliesslich kaum mehr nachzuweisen ist. Am dichtesten und aus den feinsten Fasern gesponnen erscheint der periphere, unmittelbar der Netzhaut anliegende Abschnitt dieses Glaskörperteiles.

Ich bemerke vorgreifend, dass sich in diesem seitlichen Abschnitt des Glaskörpers später ein schon in diesem Stadium in seinen ersten Anfängen angedeutetes besonderes Fasersystem herausbildet, das von der hintersten Partie des Ciliarepithels

seinen Ursprung nimmt. Es ist das „Retziussche Fasersystem“, von dem bei der Beschreibung späterer Stadien vielfach die Rede sein wird.

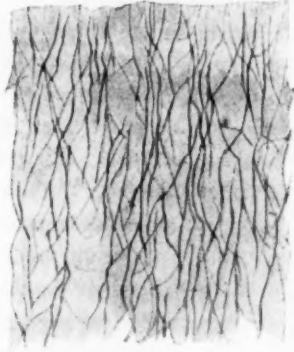


Fig. 1 a.

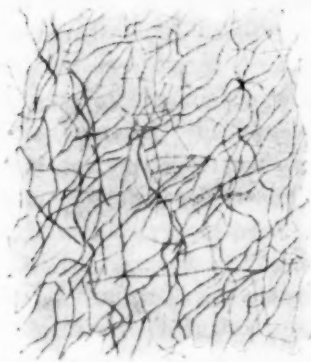


Fig. 1 b.



Fig. 1 c.

Aus dem Glaskörper eines 7 Monate alten Fetus. Starke Vergrößerung.
a) Aus der Randzone, b) aus dem lockeren axialen Teil, c) aus der intermediären, sagittal gestreiften Zone.

Die Glaskörperfibrillen, die von mehr nach vorn gelegenen Teilen des Ciliarepithels im Bereich des „Orbicularraumes“ entspringen, ziehen, unter Kreuzung mit der seitlichen Abteilung der vorderen Grenzschichte, in das Innere des Glaskörpers und gehen hier unter charakteristischen Krümmungen in das inter-

mediäre sagittale Fasersystem über. Die vordersten ziehen fast parallel mit der Grenzschrift in der Richtung der Linse hin, um sich erst in deren Nähe in das sagittale System umzubiegen, während die mehr nach hinten gelegenen eine mehr schiefe Richtung einschlagen.

An den Stellen, wo diese Fasern in die sagittale Richtung umbiegen, kommt es auf der nasalen Seite vielfach zur Bildung

von kleinen Membranellen, (Textfig. 2), die einiges Interesse verdienen. Sie kommen durch den wellenförmigen Verlauf der Faser zustande, und zwar in der Weise, dass die Nachbarfasern im Bereich ihrer wellenförmigen Krümmung sich dicht aneinander legen und sich, offenbar durch eine etwas verdichtete Interfibrillärsubstanz, miteinander verbinden. Derart gebildete wellenförmige Lamellen kommen auch in späteren Stadien und auch an anderen Stellen vor. Es kann so zur Bildung ganz ausgesprochener wirklicher Lamellen kommen, deren Entstehungs-



Fig. 2.

7 Monate alter Fetus. Die im Glaskörper auf der nasalen Seite hinter der vorderen Grenzschrift des Glaskörpers sichtbaren Verdichtungstreifen bei starker Vergrößerung (Immersion).

weise nur durch die Kenntnis früherer Stadien, wo sie erst in Spuren erkennbar sind, zu verstehen ist.

Das intermediäre sagittale Fasersystem (Textfig. 1c) ist ziemlich grobfaserig: seine Längsfasern verlaufen isoliert oder in kleineren Gruppen, die dann dem System bei schwächerer Vergrößerung noch eine zweite, gröbere Streifung verleihen.

An der nasalen Seite wird dieses Längssystem durch den Tractus hyaloideus begrenzt, in dessen Membran die innersten Längsfasern unter spitzwinkligem Anschluss unmittelbar übergehen. Temporal dagegen liegt zwischen diesem System und dem Kanal noch, wie erwähnt, die regellos grobfaserige axiale Partie des Glaskörpers.

Vom sagittalen System wäre noch zu erwähnen, dass dessen Fasern nach hinten zu eine allmähliche Divergenz erkennen lassen, so dass das ganze Bündel an einen Besen erinnert, weiterhin,

dass dessen Fasern die Innenfläche der Netzhaut nicht ganz erreichen, sondern sich schon früher verlieren.

Die temporal vom Glaskörperkanal befindliche axiale Partie (Textfig. 1b) zeigt im grossen und ganzen eine unregelmässige, netzförmige, „wattebauschartige“ Anordnung des Fibrillenwerkes, daneben aber lassen sich auch hier gewisse, in bestimmten Richtungen verlaufende Fasern nachweisen, und zwar sind es etwas stärkere, ziemlich geradlinige Fibrillen, die schief vom Kanal nach vorne und aussen verlaufen, vorne im Anschluss an die Kanalwandung des Infundibularteiles, und die sich teilweise schief mit dem sagittalen System kreuzen.

Wie es an den Äquatorialschnitten erkennbar ist (Textfig. 3) wird diese axiale Glaskörperpartie ausserdem noch von Fasern durchsetzt, die von der Kanalwandung nach den Seiten ausstrahlen.

Des weiteren sind noch zwei besondere Fibrillensysteme im Glaskörper zu beobachten. Das eine ist ein tangenciales System, im Bereich des Augenhintergrundes gelegen. Seine Fasern laufen parallel mit der Netzhaut, kreuzen sich mit den hinteren Enden des sagittalen Bündels, ziehen nach aussen und verlieren sich etwa dem äusseren Rande des sagittalen Bündels entsprechend. Am breitesten ist dieses tangenciales System vor dem Sehnervenkopf, nach aussen zu verschmälert es sich allmählich, um, wie gesagt, etwas hinter dem Augenäquator aufzuhören. Am feinsten, am dichtesten angeordnet und in ihrem Verlaufe am regelmässigsten sind die Fibrillen dieses Systems unmittelbar in der Nähe der Retina.

Ein zweites Fasersystem nimmt den nach vorne-aussen gerichteten Winkel zwischen der Membran des Glaskörperkanales im Bereich der Area Martegiani und der Retina auf der temporalen Seite ein. Der Orientierungspunkt für die Richtung der Elemente



Fig. 3.

Fetus vom 7. Monat. Aus einem Frontalschnitt des Auges. Axiale, locker gefügte Zone des Glaskörpers mit dem Canalis hyaloidens. Immersion.

dieses Systems ist etwa die Spitze des Winkels. Von dieser Stelle gehen in radiärer Richtung Fibrillen aus, die schief nach vorne verlaufen und sich unter Kreuzung mit den tangentialen Fasern bald verlieren, ohne das sagittale System zu erreichen. Sie werden auch noch gekreuzt durch bogenförmig verlaufende Fasern, die sich auf der temporalen Seite des Kanales unmittelbar an die vorhin beschriebenen Tangentialfasern anschliessen.

Diese auf dem Meridionalschnitt sichtbaren Fasersysteme werden noch ergänzt durch ein zirkuläres System, das nur auf Äquatorialschnitten zur Beobachtung kommt. Am ausgesprochensten ist dieses System in der Ebene des Augenäquators. Die dichteste Anordnung zeigen diese Fasern unmittelbar an der Netzhaut; nach innen zu werden sie spärlicher. Radiäre Fasern, von der Netzhaut ausgehend, kommen an den Äquatorialschnitten nicht zur Beobachtung.

In Fig. 1 werden dem Beschauer dunklere Punkte auffallen, die, symmetrisch angeordnet, temporal und nasal im vorderen Bereich des Glaskörpers an der äusseren Seite des sagittalen Bündels in einem ovalen, mit der Längsachse sagittal gelegenen Gebiet ausgeprägt sind. Ich habe diese Gebilde als auffallende Bildungen in der Zeichnung zur Ansicht bringen lassen, ohne bestimmt angeben zu können — die Art der von mir angewandten Technik erlaubt dieses nicht — ob es Zellen, anderweitige präformierte Bildungen oder Niederschläge sind. Beiläufig möchte ich bemerken, dass die Angabe von Mawas und Magitot (a. a. O.), dass in der Umgebung der Sehnervenpapille im Hintergrund des Auges besonders zahlreiche Zellen im menschlichen Glaskörper zu finden sind, in meinen Beobachtungen keine Bestätigung findet.

Zum Schluss möchte ich bemerken, dass man sich mit stärkeren Vergrösserungen überzeugen kann, dass die Fibrillen des Glaskörpers in der Tat bis an das Epithel der Pars ciliaris retinae heranreichen und sich an ihrer inneren Kutikularhaut befestigen. Weiteres über ihr Verhältnis zu den Zellen habe ich an meinen Präparaten nicht feststellen können. Das gleiche gilt für die Beziehung der Zonulafasern zu dem Ciliarepithel. Ich halte es für vollkommen unmotiviert, aus diesem Zusammenhange Schlüsse auf die Entstehung der Glaskörper- resp. Zonulafasern aus diesem Epithel zu ziehen. Der Zusammenhang kann durchaus sekundärer Natur sein, was ich auf Grund der Kenntnis der

Verhältnisse des Glaskörpers für viel wahrscheinlicher halte. Das Studium der Literatur zeigt mir, dass die Stellungnahme der Autoren im Sinne des „Hervorwachsens“ der Zonulafasern aus den Zellen der Pars ciliaris retinae nur ein Rückschluss aus diesem histologischen Verhalten auf die mutmaßliche Entwicklung ist; gesehen und von Schritt zu Schritt verfolgt hat dieses Hervorwachsen noch niemand. In diesem Sinne sind auch diese Angaben zu beurteilen und zu bewerten.

Glaskörper eines 2 Monate alten Kindes (Fig. 2).

Dieses Stadium vergegenwärtigt uns den im Schwunde begriffenen Canalis hyaloideus. Wie die Figur zeigt, verschwindet der Kanal in der Weise, dass sich seine Membran auflöst und das in ihm befindliche Fibrillengewebe mit der Umgebung verschmilzt. Nur an einzelnen Stellen noch sind Reste der Kanalwandung zu erkennen, so im Bereich des Isthmus und an der nasalen Seite der Area Martegiani. Es ist nunmehr nur der verschiedenen Dichtigkeit und Anordnung des extra- und intrakanalikulären Glaskörpergewebes zuzuschreiben, dass die Konturen des einstmaligen Kanales noch annähernd erkennbar sind.¹⁾ Bei ihrer Auflösung geht die Membran des Kanales regressiv durch dieselben Stadien hindurch, die für ihre Entwicklung von M. v. Lenhossék (1911) festgestellt worden sind. Diese sind (progressiv aufgezählt): 1. Verdickung, parallele und dichtere Anordnung der Fibrillen. 2. Zusammenschluss der Fibrillen zu mehreren hintereinander liegenden Membranellen. 3. Verklebung dieser Membranen zur einheitlichen Haut.

Die drei Teile: Area, Isthmus und Infundibulum sind immer noch voneinander zu unterscheiden. In seiner ganzen Länge hat der Kanal in seinem Durchmesser zugenommen, die Area ist jetzt an ihrer Basis schon breiter als der Sehnervenkopf, der Isthmus erscheint gegen früher als breiter Kanalabschnitt, nur bezüglich des Infundibulum trifft die Verbreiterung nicht ganz zu, resp. lässt sie sich infolge des vollkommenen Schwundes der Grenzmembran und der Vermischung der inneren Fibrillen mit den äusseren nicht mehr genau feststellen. Von der einstmaligen Arteria hyaloidea sind nur mehr einzelne schwache, isolierte

¹⁾ In der Wiedergabe der Figur sind die Grenzen des Kanales etwas zu scharf ausgefallen.

Spuren zwischen den Fibrillen des Tractus zu beobachten. Es sind das die letzten Reste, die schon im Begriffe sind, „durch eine Art von Auflösung“ (Retzius) zu verschwinden.

Es ist das das vorgerückteste Stadium, in dem bisher Spuren des Kanales beim Menschen nachgewiesen sind, so dass wir wohl nicht fehl gehen, wenn wir den definitiven Schwund desselben auf diesen Zeitpunkt, oder angesichts der noch bestehenden Reste, auf den nächstfolgenden Monat, also den dritten Monat nach der Geburt, setzen. Bestimmt kann auf Grund des geschilderten Bildes gefolgert werden, dass das Verschwinden des Kanales nicht in der Weise erfolgt, wie es Mawas und Magitot angeben, nämlich durch Zusammenrücken und Verklebung seiner Wände, sondern durch Auflösung der Grenzmembran bei unverschmälertem oder sogar noch etwas erweitertem Lumen und durch Vermischung des von der Linsenanlage stammenden (Lenhossék) intrakanalikulären Glaskörpergewebes mit dem umgebenden Glaskörper.

Im entwickelten Menschenauge gibt es also keinen Glaskörperkanal. Wir sehen hier also einen nicht unwesentlichen Unterschied zwischen dem Menschenauge und den Augen einer langen Reihe von Säugetieren, in deren Glaskörper ein Canalis hyaloides im erwachsenen Zustande mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte.¹⁾

Worin der Grund dieses Unterschiedes zu suchen ist, lässt sich schwer sagen. Nur vermutungsweise möchte ich die Meinung äussern, dass diese Differenz mit der Verschiedenheit der Lymphzirkulation im Glaskörperaume zusammenhängt. Wir wissen es, dank den Untersuchungen von Nuël und Benoit,²⁾ ferner denen von C. Behr,³⁾ dass im Auge des Menschen, abweichend von den Säugetieren, ein Abfluss von Lymphe aus dem Glaskörper durch den Sehnerven nicht stattfindet. Hiermit mag der Mangel eines Glaskörperkanales zusammenhängen. Damit ist natürlich noch keine befriedigende Erklärung gegeben, denn es muss weiter gefragt werden nach der weiteren Ursache beider zusammen-

¹⁾ Siehe z. B. A. v. Szent-Györgyi: Der Canalis hyaloides im Auge des Schweines. v. Graefes Archiv, 85, 1913.

²⁾ S. Nuël u. F. Benoit: Voies d'élimination de l'humeur aqueuse dans le chambre antérieure. IX. Internat. Congr. für Augenheilk. Utrecht 1899 u. a. Arch. d'Ophth. 20, S. 161.

³⁾ C. Behr: Besteht beim Menschen ein Abfluss aus dem Glaskörper in den Sehnerven? v. Graefes Arch. 83, 1912. S. 519.

hängender Differenzen, oder zumindest muss man die Frage stellen, durch welche anderweitigen Einrichtungen der Mangel dieser Abflusswege ersetzt wird.

Auch inbetreff des ausserhalb des Kanales gelegenen Gewebes haben sich beträchtliche Veränderungen eingestellt, und zwar nicht nur in der Anordnung, sondern auch in der Beschaffenheit der Fibrillen, indem diese im allgemeinen feiner und das von ihnen gebildete Fibrillennetz dichter geworden ist. Auch haben sich die in dieser Beziehung auf dem früheren Stadium noch nachweisbaren lokalen Verschiedenheiten des Glaskörpergewebes so ziemlich ausgeglichen, so dass die Verschiedenheiten der einzelnen Glaskörperpartien nunmehr nur in der verschiedenen Anordnung und nicht mehr in der verschiedenen Beschaffenheit der Fibrillen bestehen.

Die vordere Grenzschichte des Glaskörpers hat sich nun auf beiden Seiten zu einer einheitlichen Membran herausgebildet: sie zieht gleichmässig gewölbt von der Gegend der Ora serrata zur hinteren Linsenfläche, etwa bis zur Mitte zwischen hinterem Linsenpol und Linsenäquator. Nach aussen zu erreicht sie nicht ganz die Ora serrata, sondern löst sich schon in einer Entfernung von etwa 1 mm vor dieser auf. Im Vergleich zu ihrem definitiven Verhalten ist sie in diesem Stadium, wie das bereits Retzius festgestellt hat, immer noch sehr dünn und schwach, besonders in ihren seitlichen Abschnitten.

Die beiden Abschnitte des vor ihr liegenden prävitrealen Raumes, der Zonularraum und der Orbicularraum, sind immer noch scharf zu unterscheiden. Letzterer Raum ist auf diesem Stadium noch neben den jetzt schon vorhandenen Zonulafasern durch eine reiche, dichte und feine Glaskörperfaserströmung, vom Epithel des Orbiculus ciliaris entspringend, in Anspruch genommen. Die Zonulafasern, die dieses Fasersystem kreuzen, sind nun schon zahlreicher und stärker. Natürlich hat dieses Fasersystem beim Übergang in den eigentlichen Glaskörperraum auch hier die vordere Grenzschichte zu passieren.

Bezüglich der Zonula will ich erwähnen, dass auch auf diesem Stadium noch das äussere Drittel der hinteren Irisoberfläche ihr als Ursprungsstelle dient. Diese von der Iris ausgehende Faserung ist etwas feiner und regelloser als die von den Ciliarfortsätzen entspringende.

Gehen wir auf die vom Epithel des Orbiculus ciliaris entspringenden Glaskörperfibrillen etwas näher ein. Hier ist eine hintere und eine vordere Abteilung zu unterscheiden. Der Ursprung des hinteren Bündels umfasst ein ungefähr 1 mm breites, dicht vor der Ora serrata gelegenes, von der Grenzschichte unbedecktes Gebiet des Ciliarepithels. Das Bündel ist sehr dicht; es tritt nun als wohlabgegrenztes, auf dem früheren Stadium nur andeutungsweise vorhandenes Retziussches Bündel in Erscheinung. Seine fein geschlängelten Fasern ziehen von der Gegend der Ora serrata sagittal nach hinten, wobei sie die Rindenpartie des Glaskörpers in Anspruch nehmen. Das Bündel behält nicht lange seine kompakte Beschaffenheit, sondern lockert sich sehr bald auf in ein meridionales Fasersystem, dessen Elemente sich aber weit nach hinten verfolgen lassen.

Die Rindenpartie des Glaskörpers entspricht jener äusseren Abteilung, die wir schon auf dem früheren Stadium beobachtet haben. Sie weist dieselben Strukturverhältnisse auf, wie dies dort geschildert wurde. Die randständigen Fasern folgen auch hier der Biegung der Netzhaut, während die innersten Fasern sich mehr an die sagittale Richtung halten. Nach hinten zu wird dieses Rindengewebe regelloser, bis es schliesslich überhaupt keine bestimmte Anordnung mehr erkennen lässt. Im allgemeinen ist diese Abteilung des Glaskörpers diejenige, die von dem vorhergehenden Stadium bis zu dem vorliegenden die geringsten Umänderungen erfahren hat, und ich kann hinzusetzen, dass dies auch für die weiteren Stadien gilt.

Nach innen zu geht die Faserung der Rinde allmählich in ein anderes System über, das dem intermediären sagittalen Bündel im Auge des 7 Monate alten Fetus entspricht. Auch hier bilden sich diese in einiger Entfernung hinter der vorderen Grenzschicht, aus der Umbiegung von Fasern aus, die teils vom Ciliarepithel des Orbiculus ciliaris vor dem Retziusschen Bündel entspringen, teils aber selbständig an der äusseren Partie der vorderen Grenzschicht ihren Ursprung nehmen. Diese Fasern laufen eine Strecke parallel mit der vorderen Grenzschicht und biegen dann mit sehr charakteristischer Krümmung in das sagittale Bündel um.

Ich will die Gelegenheit ergreifen, um den Sinn des Ausdruckes „das Bündel entspringt vom Ciliarepithel“ näher zu präzisieren. Es ist darunter nicht zu verstehen, dass ein und dieselbe

Faser vom Epithel bis zur Umbiegungsstelle in das sagittale Bündel zu verfolgen ist. Die Fibrillen bilden ein netzartiges, durch vielfache Anastomosen und Verzweigungen gekennzeichnetes Gewebe. Der genannte Ausdruck gibt nur das Bild wieder, das man bei schwachen Vergrößerungen von dem Bündel erhält. Auch möchte ich auf die Gefahr hinweisen, die der Ausdruck „das Bündel entspringt da oder dort“ in dem Sinne in sich birgt, dass hierdurch die Vorstellung eines wirklichen genetischen Ursprunges hervorgerufen werden kann. Wir könnten ebensogut sagen, dass die Fasern des sagittalen Systems unter allmählicher Konvergenz zum Ciliarepithel hinziehen und sich dort ansetzen.

An der temporalen Seite kommt es ebenso wie früher an der Umlenkungsstelle der Fasern in das sagittale Bündel zur Bildung feiner Membranellen. Nasal grenzt das sagittale Bündel an die Reste des Kanales, nach hinten zu löst es sich nasal wie temporal schon in einer gewissen Entfernung vor der Netzhaut auf und verschwindet als selbständige Bildung, wobei sich die Enden seiner Elemente mit den Fasern des tangentialen Systems kreuzen. Die innersten Fasern des sagittalen Bündels verlaufen geradlinig, nach der Seite zu nehmen die Fasern mehr und mehr einen nach der Oberfläche des Auges konkaven bogenförmigen Verlauf an. Nasal liegt die tiefste Stelle dieser Konkavität ungefähr in der Höhe des Augenäquators, temporal weiter hinten, indem die äussersten Fasern des sagittalen Bündels eine längere Strecke geradlinig verlaufen, um sich erst im hinteren Teil des Auges unter starker Krümmung nach aussen zu wenden.

Im Augenhintergrunde erkennen wir wie früher das tangentielle Fasersystem im unmittelbaren Anschluss an die Innenfläche der Netzhaut, eine ziemlich regelmässige Fibrillenlage an der Retina bildend und sich nach vorne, unter Kreuzung mit den Ausläufern des sagittalen Bündels, allmählich verlierend. Nach der Seite hin gehen diese Faserbildungen nicht unmittelbar in die meridionale Faserung der Rinde über, sondern lösen sich unter Kreuzung mit beiden Systemen, sowohl dem meridionalen wie dem sagittalen, in ein Fibrillengewirr auf. Weder diese noch die sagittal verlaufenden Bündelchen erreichen unmittelbar die Oberfläche der Netzhaut; ich habe nirgends einen eigentlichen Ansatz stärkerer Fibrillenbündel an der Oberfläche der Pars optica retinae gesehen, was ich mir auch erklären kann, wenn

ich berücksichtige, dass die Netzhaut vermöge ihrer feinen optischen Tätigkeit Zerrungen nicht unterworfen sein darf.

An den meridionalen Schnitten kommt in der Rindenpartie noch eine weitere Erscheinung zur Beobachtung. Es sind das nicht eigentliche Faserzüge, sondern radial gerichtete, schmale, die der Netzhaut parallele Faserung senkrecht durchsetzende helle Streifen, die stellenweise wie faserfrei erscheinen. Sie sind in Fig. 2 links unten und rechts in der Äquatorgegend zur Ansicht gebracht. Wir wollen uns mit dieser Erscheinung im Anschluss an spätere Stadien noch ausführlicher beschäftigen.

An den äquatorialen Schnitten erkennt man, dass das zirkuläre Fasersystem nun bedeutend stärker entwickelt ist, als im früheren Stadium. Am dichtesten erscheint es peripherisch, nach innen zu wird es lockerer, um dann weiter innen, entsprechend dem sagittalen System, wieder an Dichtigkeit zuzunehmen.

Die soeben erwähnten, im meridionalen Schnitt beobachteten helleren radiären Streifen sind auch im äquatorialen Schnitt zu beobachten. Weiterhin kommt hier noch bei Beobachtung mit schwachen Linsen eine anderweitige radiäre Struktur zum Ausdruck. Es sind das wieder nicht eigentlich Faserbündel, sondern pyramidenförmige, schattenartige Verdichtungen des Glaskörpers, die peripherisch mit erweiterter Basis entspringend, sich nach dem Zentrum des Glaskörpers hin richten, wobei sie sich allmählich verschmalern und mit einer charakteristischen S-förmigen Biegung in den mittleren Teil des Glaskörpers übergehen, wo sie sich dem Blick entziehen. Diese Bildungen sind auf diesem Stadium erst im Entstehen begriffen, wir werden auf sie, bei Beschreibung des entwickelten Auges, wo sie auffallende Bildungen darstellen, zurückkommen.

Glaskörper eines 3 Jahre 4 Monate alten Kindes. (Fig. 3 u. 4.)

Charakteristisch ist vor allem, dass die in den früheren Stadien erst angedeutete radiäre Struktur des Glaskörpers nun zur stärkeren Entwicklung gelangt ist und sozusagen das Bild des Glaskörpers beherrscht. Am regelmässigsten ist diese Struktur in der Ebene des Augenäquators entwickelt, daher sie sich auch am besten an äquatorialen Schnitten beobachten lässt. Dementsprechend wollen wir bei diesem Stadium von der Be-

schreibung eines in der Äquatorialebene des Auges angelegten Schnittes ausgehen (Fig. 4).

Unmittelbar neben der Retina erblicken wir eine zusammenhängende, schmale zirkuläre Faserung (Textfig. 4), dicht an der Netzhaut feiner und dichter, weiter nach innen etwas lockerer. An der inneren Grenze dieser schmalen zirkulären Schicht bilden sich pyramidenartige Verdichtungen heraus, zwischen denen das Füllmaterial aus einem lockeren und regellosen Fibrillengeflecht besteht. Die Pyramiden selbst schlagen unter allmählicher Verschmälerung eine radiäre, gegen den Mittelpunkt des Glaskörpers orientierte Richtung ein.

Bezüglich dieser Pyramiden oder Kolumnen will ich gleich vorausschicken, dass es nicht Durchschnitte isolierter Bündel oder wirklicher Pyramiden sind, sondern die Durchschnitte längerer scheidewandartiger Verdichtungen, die in meridionaler Richtung apfelsinenartig den Glaskörper, dicht hinter der Ora serrata beginnend und bis zum Augenhintergrunde reichend, durchsetzen. In ihrem inneren, bündelförmigen Teil beruht ihre Längsstreifung nicht auf wahrer Faserung, sondern mehr auf einer lamelligen Struktur, was sich durch den Vergleich des frontalen und horizontalen Schnittes feststellen lässt, in welchen beiden die Bündel dieselbe Längsstreifung aufweisen (vergl. Fig. 3 und 4).

Im äquatorialen Schnitt erkennen wir, dass das Verhalten dieser Kolumnen nicht gleich ist an den verschiedenen Seiten des Auges. Die Kolumnen auf der nasalen Seite sind länger als die ihnen gegenüber liegenden; ihr fussartig verbreiteter Basalteil ist kürzer als bei den anderen Kolumnen. Sie ziehen unter allmählicher Konzentration zu einem dickeren Bündel ziemlich gestreckt temporalwärts hin, etwas über den Mittelpunkt des Querschnittes hinaus, um hier rechtwinklig in ein halbmondförmiges, schon in der temporalen Hälfte des Glaskörpers gelegenes Gebiet überzugehen. Das halbmondförmige Gebiet zeigt ebenfalls eine Längsstreifung, die aber gleichfalls durch gleichsinnige Lamellierung und nicht durch das Hervortreten eigentlicher Faserbündel bedingt ist. Die oben und unten gelegenen Kolumnen schliessen sich wie die seitlichen Teile eines Fächers an dieses temporale Bündel an, wobei sie eine allmählich zunehmende Konkavität aufweisen. Sie laufen ebenfalls noch in die Bucht des eben erwähnten

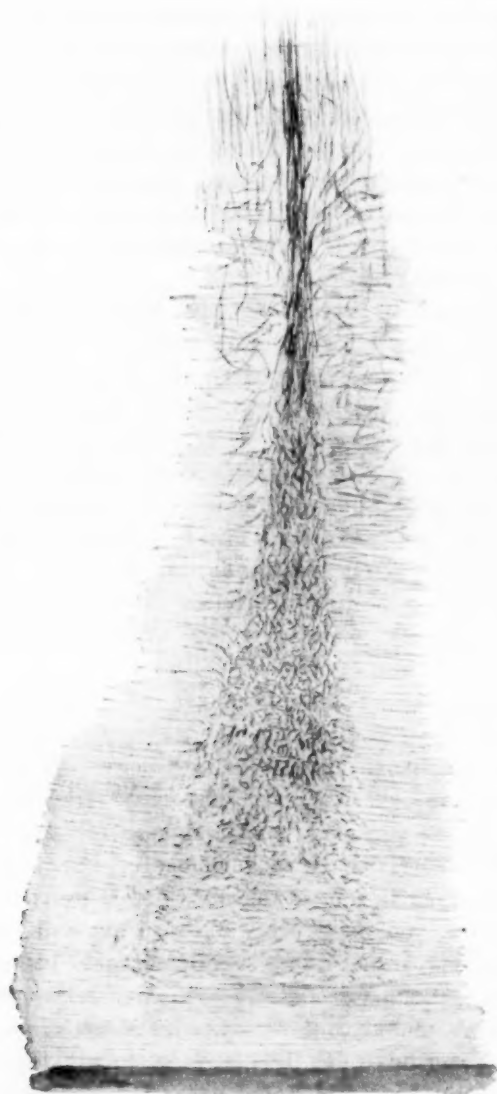


Fig. 4.

Aus dem Glaskörper eines 46 jährigen Mannes. Ein radiärer Verdichtungsstreifen bei stärkerer Vergrößerung.

Halbmondes ein, endigen aber zum Teil nicht dort, sondern krümmen sich wieder zurück.

Temporal sind die Kolumnen am schwächsten entwickelt und kurz; sie treten an den konvexen Teil des zentralen Halbmondes heran ohne ihn ganz zu erreichen. Die mehr oben und unten gelegenen temporalen Bündel krümmen sich um den seitlichen Teil des Halbmondes herum und verlieren sich teils in dem Halbmond selbst, teils hängen sie mit den Enden der weiter oben und unten folgenden Kolumnen zusammen.

Fassen wir nun den Bau des Glaskörpers, wie er sich auf einem meridionalen Schnitte darstellt, ins Auge (Fig. 3). Betrachten wir zunächst den vordersten Teil des Glaskörpers, in der Gegend der Ora serrata und davor, so ist zunächst das bemerkenswerte Verhalten hervorzuheben, dass der Orbicularraum, d. h. der seitliche Abschnitt des von der Zonula in Anspruch genommenen, vor der vorderen Grenzschicht des Glaskörpers gelegenen Raumes, ausser den Zonulafasern immer noch einen Bestand an Glaskörperfibrillen aufweist. Die Grenzschicht reicht mit ihrem äusseren Ende übrigens auch hier nicht bis an die Ora serrata heran, sondern verliert sich schon etwas früher, so dass der Orbicularraum hier vor der Ora serrata sozusagen eine Verbindungspforte mit dem Glaskörperraum hat. Hier entspringt eine feine Faserung an der unmittelbar vor der Ora serrata gelegenen Partie des Ciliarepithels, die sich schief nach hinten wendet, um sich aber bald zu verlieren. Es ist dies das schon auf früheren Stadien klar erkennbare Retziussche Bündel. Weiter nach vorne, bis zur Wurzel der Ciliarfortsätze, dient das Ciliarepithel immer noch feinen Glaskörperfibrillen zum Ursprung, die den ganzen Orbicularraum in Anspruch nehmen; sie durchsetzen diesen schief nach hinten, kreuzen sich mit den Zonulafasern, passieren die Grenzschicht in ihrer seitlichen Abteilung und setzen sich dahinter in eine zarte sagittale Faserung des Glaskörpers fort.

Das in der Fig. 3 dargestellte Bild entspricht nicht ganz der Horizontalebene, sondern kreuzt sie unter spitzem Winkel. Das Bild der Anordnung im eigentlichen Glaskörper lässt sich leicht durch Vergleich der Fig. 3 und 4 mit dem vorhin geschilderten äquatorialen Bilde in Einklang bringen.

Wir sehen zunächst nasal und temporal zwei periphere Gebiete des Glaskörpers mit ziemlich regelloser Fibrillierung,

ohne ausgesprochene Architektur, die immerhin noch eine einheitliche Lage bilden.

Der innere Teil des Glaskörpers erscheint durch parallel verlaufende, lamellenartige, dem inneren Teil der oben geschilderten radiären Verdichtungen entsprechende sagittale Streifen durchsetzt. Diese Lamellen zeigen an ihrem vorderen und hinteren Ende ein verschiedenes Verhalten. Vorne nehmen sie in einiger Entfernung von der Linse einen wellenartig gekrümmten Verlauf an; ihre gewellten Endteile erreichen weder die hintere Linsenfläche, noch die vordere Grenzschicht des Glaskörpers, sondern hören schon früher auf. Sie nehmen mehr und mehr einen faserbündelartigen Charakter an; schliesslich verliert sich dann das Faserbündel in dem hinter der Linse befindlichen Fibrillengewirr.

Verfolgen wir die Lamellen nach hinten, dem Augenhintergrund zu, so sehen wir, dass sie auch hier schon aufhören, bevor sie die Netzhaut erreichen. Das dem Augenhintergrund entsprechende halbmondförmige Segment des Glaskörpers wird durch ein Gebiet mit hauptsächlich tangentialer Faserung in Anspruch genommen. In diesem halbmondförmigen tangentialen System treten besonders seitlich etwas stärkere Bündel auf, die teilweise als die nach aussen gekrümmten Endteile der sagittalen Lamellen erscheinen, während in den mittleren Teilen des Gebietes ein Zusammenhang zwischen der tangentialen Faserung und den sagittalen Lamellen nicht nachzuweisen ist.

Auf der temporalen Seite schliessen sich die sagittalen Lamellen zu einer dichteren Bildung zusammen, so dass hier schon mit freiem Auge gesehen eine stärkere streifenförmige Bildung im Glaskörper entsteht. Dies entspricht offenbar der am frontalen Schnitte geschilderten halbmondförmigen Bildung. Einzelne Teile dieses exzentrischen Bündels zeigen vorne ein bemerkenswertes Verhalten, indem sie nicht nach Art der übrigen Lamellen in wellige Endteile übergehen, sondern hinter der vorderen Grenzschicht des Glaskörpers knieförmig nach innen biegen, um sich hinter der Linse zu verlieren. Hinten krümmt sich dieses Bündel in die vorhin erwähnten Streifungen des hinteren tangentialen Halbmondes um. An das Bündel schliessen sich temporal sagittale Fasern an, die die Fortsetzung der Fibrillen bilden, die von der Pars ciliaris retinae entspringen. Im vorderen Teil dieses Systems treten unregelmässige feinere oder stärkere, kürzere oder längere

wellenförmige Lamellenbildungen auf, wie sie für diese Gegend auch im Auge des entwickelten Menschen charakteristisch sind.

Temporalwärts von dem Durchschnitt dieser halbmondförmigen Bildung sind höchstens nur schwache Längsbündelchen zu beobachten, was auch mit der am frontalen Schnitte sichtbaren Struktur vollkommen im Einklang steht.

Ich möchte noch bemerken, dass die vordere Grenzschieht des Glaskörpers gegen früher eine ausgesprochene Verstärkung und besonders eine schärfere Abgrenzung gegen den Glaskörper zeigt, gleichwohl ist sie noch weit von ihrer späteren Mächtigkeit entfernt.

Glaskörper eines 13 Jahre alten Knaben. (Fig. 5.)

Die Architektur des Glaskörpers zeigt sich von Grund aus verändert. Die endgültige Struktur ist noch nicht erreicht, doch sind einzelne Teile des Glaskörpers schon nicht weit von ihrer definitiven Ausgestaltung. Besonders gilt dies von dem charakteristischen Retziusschen Fasersystem. Auf früheren Stadien nur schwach angedeutet, tritt es nun in typischer Weise hervor (Textfig. 5). Es ist dies ein Faserstrom, der im Bereich des Ciliarepithels, dicht vor der Ora serrata entspringt, an einer Stelle, wo die vordere Grenzschieht des Glaskörpers nicht ausgesprochen ist, wo also gewissermassen eine freie Verbindungspforte zwischen Zonularraum und Glaskörperraum besteht. Die Faserung des Bündels ist dicht und einheitlich, die Fasern wenden sich schief nach hinten, um sich im weiter hinten gelegenen peripherischen Teil des Glaskörpers fasergarbenartig aufzulösen. Innerhalb des Bündels sind schwach hervortretende membranellenartige Verdichtungen zu beobachten. Die einzelnen Fibrillen laufen, besonders in dem Anfangsteil des Bündels, vielfach wellig gekrümmt. Ausserordentlich charakteristisch für dieses Bündel ist die wellenartige, ungemein feine Zeichnung, wie sie sonst in dieser Ausprägung nirgends im Glaskörper vorkommt. Diese Zeichnungen sind schon seit Retzius bekannt, der von ihnen vortreffliche Abbildungen gibt. Salzmann vergleicht sie mit Büscheln des aufgelösten weiblichen Haares und sagt von ihnen (a. a. O., S. 40): „Die Wellenlinien, die sich dabei bilden, gehören zu den schönsten, die die moderne dekorative Kunst ersinnen könnte.“

Ich möchte mit Salzmann hervorheben, dass die feine Zeichnung, die der vorderste Teil des Retziusschen Bündels aufweist, nicht auf wahrer Faserung, sondern auf feiner lamellärer



Fig. 5.

Aus dem Auge eines 13-jährigen Knaben. Gegend der Ora serrata. Ursprungsstelle des Retziusschen Bündels.

Struktur beruht, deren Entstehung auf flächenhafte Anordnung und Verklebung der Fibrillen durch Verdichtung der Interfibrillärsubstanz zurückzuführen ist. Die einzelnen Lamellen brauchen nicht grösser im Durchmesser zu sein, als die zu ihrer Bildung zusammen tretenden einzelnen Fibrillen. Wir sehen in dieser lamellären Struktur keine isolierte Erscheinung, sondern eine Tendenz des Glaskörpers, die sich auch an anderen Stellen bei der Bildung massiverer Faserbildungen tätig erweist, wie bei der Bildung der vorderen Grenzschicht des Glaskörpers und vorübergehend bei der Ausbildung einer Grenzmembran des Canalis hyaloideus. Nach hinten zu löst

sich aber das Retziussche Bündel bald in eine wahre Faserung auf.

Temporal und nasal verhält sich das Retziussche Bündel übrigens etwas verschieden, temporal erscheint es verschwommener, mit breiterer Basis am Orbiculus ciliaris entspringend, nasal schmaler, aber dafür dichter konzentriert, schärfer hervortretend.

Die Fasern des Retziusschen Systems lassen sich nicht weit nach hinten verfolgen. In den vorderen Teilen der peripherischen Zone des Glaskörpers, in die sie eintreten, lässt sich vermöge ihres Eintrittes noch eine gewisse Längsfibrillierung nachweisen, aber schon etwa im Äquator des Auges verliert sich diese Faserung ganz und die Rindenlage erscheint nunmehr ohne ausgesprochene Orientierung ihrer Elemente. Ich kann Salzmann nicht zustimmen, wenn er der ganzen Rindenschicht des Glaskörpers eine lamelläre Struktur zuteilt, und führe seine Angabe darauf zurück, dass er nur die vordere Abteilung des Glaskörpers zu untersuchen in der Lage war.

Auf die Rindenlage folgt nach innen, auf beiden Seiten, ein lockerer gefügtes Gebiet, dessen Fibrillengeflecht ebenfalls eine bestimmte Anordnung vermissen lässt, doch treten auf der Grundlage dieses Geflechtes hier doch schon einige der Länge nach, d. h. meridional verlaufende Züge, an der vorderen Grenzschicht entspringend, hervor. Es entspricht dieses Gebiet der „intermediären Zone“ früherer und späterer Stadien.

Was die zentralen Teile des Glaskörpers betrifft, so ist am meisten der Umstand auffällig, dass die starken sagittalen Membranellen, die in den vorhergehenden zwei Stadien eine so auffallende Bildung darstellten, hier kaum mehr ausgeprägt sind. Statt dessen finden wir ganz unregelmässig verlaufende Fasergebiete, durch eine kräftige, hauptsächlich sagittale Faserung durchsetzt. Genauer ist der Faserstrom nicht regelmässig sagittal, sondern leicht schief von vorne nach hinten und nasal verlaufend angeordnet, er liegt nicht in der Achse des Auges, sondern ist davon, besonders vorne, stark temporal verschoben. Vorne krümmt sich das Bündel knieartig in ein Fasersystem über, das die hintere Konvexität der Linse bedeckt, in parallelem Verlauf mit der hinteren Linsenfläche und das sich nasal schief an die vordere Grenzschicht des Glaskörpers, beinahe bis zu deren äusserem Ansatz, anschliesst. Hinten breitet sich das sagittale System aus, mit konkavem Ausbiegen seiner seitlichsten Bündel und hört schon in einiger Entfernung von dem Augenhintergrund auf. Hier grenzt es an ein tangenciales Fasersystem, das sich vor der Sehnervenpupille und den zu beiden Seiten davon befindlichen Abschnitten der Netzhaut ausbreitet. Als wichtigen Unterschied gegen früher möchte ich zum Schlusse hervorheben, dass {die Glaskörperfibrillen aus der vorderen Hälfte des Orbicularteiles des Zonularraumes nunmehr so ziemlich geschwunden sind. Es ist höchst merkwürdig, dass in diesem Präparat, ebenso wie im nächstfolgenden Stadium, von der schon beim dreijährigen Knaben so deutlichen radiären Lamellierung kaum etwas wahrzunehmen ist; hier liegen offenbar individuelle Unterschiede vor.

Glaskörper eines 20jährigen Mannes.

Hier führt uns der Glaskörper wieder ein etwas verschiedenes Bild vor Augen, aber wie ich gleich hervorheben kann, ist damit auch ein gewisser Ruhepunkt in den Umgestaltungen

der Glaskörperarchitektur erreicht. Die weiteren Veränderungen sind nicht mehr so auffällig. Charakteristisch ist, dass die ausgesprochene Asymmetrie zwischen temporaler und nasaler Seite, die wir in früheren Stadien beobachteten, nunmehr im grossen und ganzen geschwunden ist; der Glaskörper erscheint jetzt schon einheitlicher. Nur in einer Beziehung besteht eine solche Asymmetrie noch, in bezug auf das Retziussche Bündel, welches temporal an seinem Ursprung vor der Ora serrata etwas breiter, lockerer gefügt, durchsichtiger ist, während es nasal einen konzentrierteren, mehr bündelartigen Ursprung erkennen lässt und sich erst weiter hinten auflockert. Dieses Fasersystem geht, sich nach hinten und einwärts krümmend, in den peripherischen Teil des Glaskörpers über, in dem es sich bald blumenkelchartig ausbreitet. Seine Elemente laufen nicht gestreckt, sondern besonders in ihren Anfangsteilen wellig. Unter den Fasern kommt es auch hier, wie schon in den vorhergehenden Stadien, besonders in der Nähe der Ora serrata, zur Herausdifferenzierung wellig-lamellenartiger Verdichtungen. Die feine Längsstreifung des Systems ist ähnlich, wie dies beim 13jährigen Knaben beschrieben und dargestellt wurde.

Einwärts von der durch das Retziussche System charakterisierten Rindenzone liegt beiderseits nasal und temporal ein Fibrillensystem von etwas lockerer Anordnung, worin ebenfalls die sagittale Faserrichtung vorherrscht (intermediäre Zone). Diese sagittalen Fasern nehmen ihren Ursprung an der hinteren Fläche der vorderen Grenzschichte des Glaskörpers, und zwar gewöhnlich bogenförmig, indem sie sich von der Grenzschichte einwärts und nach hinten krümmen.

Der axiale Teil des Glaskörpers weist wieder hauptsächlich eine sagittale Fibrillenstruktur auf, doch liegen die in dieser Richtung verlaufenden Fibrillen weiter auseinander und ist das dazwischen gelegene diffuse Netzwerk von etwas loserer Beschaffenheit als in den äusseren Gebieten des Glaskörpers, so dass diese innere Zone schon durch ihr um ein geringes lichtereres Verhalten gegenüber den äusseren Gebieten sich auszeichnet. Wir sehen darin die ersten Spuren des später so ausgesprochenen Unterschiedes zwischen Rinde und Mark, doch liegen in diesem Stadium gerade nur die ersten Spuren dieses Unterschiedes vor. Im Hintergrund des Auges vor der Netzhaut erkennen wir auch

hier ein tangentiales Fasersystem. Ein Teil der axialen Längsfibrillierung krümmt sich im Bogen in dieses tangentielle System um.

Glaskörper eines 46 Jahre alten Mannes. (Fig. 6.)

Ich gebe folgende Beschreibung in der Überzeugung, damit eine Darstellung der typischen Glaskörperstruktur im Auge des vollkommen entwickelten Menschen zu bringen. Ich führe dies auch als Rechtfertigung an für die Ausführlichkeit der nächstfolgenden Schilderung.

Fig. 6 stellt einen horizontalen Meridionalschnitt des Auges dar. Bei schwacher Vergrößerung erkennen wir, dass wir an dem Glaskörper temporal- wie nasalwärts drei Abteilungen unterscheiden können: eine periphere, eine intermediäre und eine einheitliche axiale. Sie unterscheiden sich unverkennbar voneinander, doch sind die Unterschiede nicht mehr so augenfällig wie in früheren Stadien.

Die äusserste Zone, die Rindenschicht, beginnt schmal hinter der Ora serrata und verbreitert sich etwas nach hinten. Ihr Charakteristikum besteht, wenigstens in ihrer vorderen Abteilung, in der Gegenwart des Retziusschen Bündels, das sich in ihr auflöst. Nach innen zu wird sie in den äquatorialen Abteilungen des Auges durch eine schwache Verdichtungsmembran abgegrenzt, durch die „Grenzschicht der Rinde“, die gewöhnlich die unmittelbare Fortsetzung des innersten Bündels des Retziusschen Systems bildet. Ausser den annähernd sagittalen Bündelchen des Retziusschen Systems besteht die Schichte aus einem feinen, dichten, gleichmässigen Fibrillengeflecht. Nach innen von der Rindenschicht folgt eine Abteilung, die sich durch etwas gröbere und lockerer zusammengefügte Fibrillen auszeichnet. Man könnte diese Partie noch in zwei Schichten teilen, von denen die innere sich durch zahlreichere und besser ausgeprägte sagittale Bündelchen auszeichnet.

Das innerste, axiale, im horizontalen Meridionalschnitt ungefähr 7 cm breite Segment hebt sich, mit schwacher Vergrößerung betrachtet, durch hellere Färbung ab, was darin begründet ist, dass das Fibrillengerüst hier breitmaschiger gefügt ist als in den zwei erstgenannten Abteilungen. Diese innere lockere Zone ist es offenbar, die von einigen Forschern auf Grund von Injektionsversuchen mit dem Glaskörperkanal verwechselt wurde. Es braucht

kaum hervorgehoben zu werden, dass diese Abteilung mit dem Kanal nichts zu tun hat, mit ihm keine genetischen Beziehungen aufweist. In seinen letzten Untersuchungen spricht allerdings auch Stilling beim erwachsenen Menschen nicht mehr von einem Glaskörperkanal, sondern nur von einem besonders lockeren zentralen Segment des Glaskörpers, das den „Ersatz“ für den beim Menschen fehlenden Kanal bilden soll.

Intermediäre und innere Abteilung sind natürlich nicht scharf voneinander getrennt.

Das mikroskopische Bild des Glaskörpers zeigt uns also eine dichter gewebte Rindenpartie, der nach innen eine weniger dichte Schichte folgt. In der Mitte aber befindet sich in ziemlich breiter Ausdehnung eine besonders lockere Partie.

Wir sehen darin die histologische Erklärung der schon seit langer Zeit, bereits von Zinn, gekannten Tatsache, dass der Glaskörper des Menschen aus einem äusseren konsistenteren und einem inneren weicheren Teil besteht.

Aus der Beschreibung der vorgehenden Stadien geht hervor, dass sich dieser Unterschied zwischen Rinde und Mark im Laufe des postembryonalen Lebens erst allmählich einstellt. Schon Stilling, dem die Tatsache ebenfalls bekannt war, hebt mit Recht hervor, dass beim Neugeborenen eine Rindenpartie und ein „Kern“ noch nicht zu unterscheiden seien. Unsere Beobachtungen zeigen, dass die Mittelpartie des Glaskörpers lange — noch beim 20jährigen Individuum — ein verhältnismässig festes, aus sagittalen Fasern bestehendes Gewebe aufweist. Erst in den mittleren Jahren des Lebens leitet sich das hier geschilderte Verhalten definitiv ein.

Nach vorne zu schliesst sich der Glaskörper gegen das Zonulagebiet durch die bekannte vordere Grenzschicht ab. Sie stellt in diesem Alter eine stark entwickelte, wohlausgeprägte Verdichtungsmembran dar, die bei näherer Betrachtung aus mehreren feinen, einander dicht anliegenden Membranellen zu bestehen scheint. Im abgebildeten Präparat beträgt ihre Dicke 0,023 mm. Ungefähr so viel gibt auch Salzmann an (0,012 bis 0,059 mm, im Mittel 0,026).

Man kann sie nach Salzmann, von aussen nach innen gehend, in eine Orbicularzone, eine Coronarzone, eine zirkulmentale Zone und eine Linsenzone einteilen. Wie wir es seit Retzius wissen,

reicht sie mit ihrem äusseren Ende nicht ganz bis an die Ora serrata heran, so dass der hinterste Teil des Ciliarepithels schon dem eigentlichen Glaskörperraum angehört. Sie beginnt erst in einer Entfernung von 0,5 bis 1,0 mm vor der Ora. Von hier zieht sie dann bogenförmig zum seitlichen Linsenumfang, aber nicht mit gleichmässiger Krümmung, indem sie im Bereich der Ciliarfortsätze leicht abgeplattet ist, und zwar „entsprechend den Fortsätzen mehr als in den zwischen diesen gelegenen Tälern“ (Salzmann, a. a. O., Seite 44), wodurch seichte radiäre Rinnen an ihr entstehen. Weitere feinere rinnenförmige Vertiefungen verursachen einzelne ihr anliegende Zonulafasern.

In der Nähe der Linse wird die Grenzschicht etwas schmaler und verbindet sich hier mit der Linsenkapsel. Wahrscheinlich ist es nur diese Verbindung der Grenzschichte mit der Linsenkapsel, die Wieger als *Ligamentum hyaloideo-capsulare* beschrieben hat. Die Grenzschicht lässt sich an der Linse nicht weiter verfolgen, sie hört an ihrer Ansatzstelle auf, ohne sich auf die eigentliche hintere Linsenfläche zu erstrecken.

Die Bedeutung der Grenzschicht als Verdichtungsprodukt der Glaskörperfibrillen und der zwischen ihnen gelegenen Interfibrillärsubstanz kann keinem Zweifel unterliegen und ist schon von Retzius richtig erkannt worden. Wir wissen, dass sie in ihrer ersten Entwicklung noch nicht den Namen „Grenzschicht“ verdient, da sie innerhalb des Glaskörpergerüsts in die Erscheinung tritt, indem nicht nur hinter ihr, sondern auch vor ihr im Bereich des späteren Zonularraumes ein typisches Glaskörpergewebe vorhanden ist. In den Stadien, von denen wir ausgingen, trifft dies allerdings nur für die äussere Abteilung des Zonulagebietes, den sog. Orbicularraum, zu. Noch beim 3 Jahre alten Knaben sahen wir, dass vom Ciliarepithel dieses Raumes eine sehr dichte und feine Fibrillenströmung ausgeht, die nach Kreuzung mit den äussersten Zonulafasern den äusseren Endteil der Grenzschichte senkrecht durchsetzt. Erst über diesen Zeitpunkt hinaus schwindet dieses Fibrillensystem und wird der Zonularraum den Zonulafasern reserviert, womit sich auch die vordere Grenzschicht verdickt und besser abgrenzt. Erst dicht vor der Ora serrata, an einer Stelle, wo eine vordere Grenzschicht kaum mehr wahrzunehmen ist, wo sich also sozusagen eine seitliche Pforte des Orbicularraumes befindet, bleibt dieses

Fibrillensystem erhalten. Da sich die äussersten Zonulafasern in ihrem ciliaren Ursprung teilweise bis vor die Ora serrata verfolgen lassen, kommt es hier immer noch zur Kreuzung von Zonulafasern und Glaskörperfibrillen.

Salzmann hat diese Stelle, wo das Glaskörpergewebe mit dem Ciliarepithel so innig zusammenhängt, mit dem Namen „Glaskörperbasis“ belegt. Die Wolfrumsche Bezeichnung „Zone des Glaskörperursprunges“ ist insofern unzweckmässig, als sie genetische Beziehungen präjudiziert, die zumindest noch nicht sicher nachgewiesen sind.

Die vom Ciliarepithel ausgehende Faserströmung nimmt durch die Feinheit, Dichtigkeit und Regelmässigkeit ihrer Elemente eine besondere Stellung im Glaskörper ein, die Faserbündelchen laufen in der Regel fein „onduliert“, um den Ausdruck von Retzius zu benützen. Die Faserung dieses vor dem eigentlichen Retziusschen Bündel gelegenen Systems zieht, wie schon erwähnt, schief nach hinten und innen. Nach hinten zu verlieren die Fasern ihre besondere Feinheit. Bald lenken sie dann in die sagittale Richtung über, um die nach innen von der Rinde gelegene Partie, die intermediäre Schichte, zu bilden.

In der Gegend der Ora serrata und etwas davor kommen in der soeben beschriebenen Glaskörperpartie merkwürdige starke, straffe Fasern vor, etwas hinter der vorderen Grenzschicht; sie laufen parallel mit dem Orbiculus ciliaris und teilweise mit der Grenzschicht des Glaskörpers. Hinten kreuzen sie sich ab und zu mit dem Wurzelteil des Retziusschen Bündels. Es sind das spärliche, aber recht auffallende Fasern. Ihren ersten Spuren begegnen wir schon im Auge des 2 Monate alten Kindes. Sie zeigen dann eine progressive Verstärkung, scheinen aber individuellen Unterschieden zu unterliegen. Ich vermag es nicht festzustellen, ob dieses sehr auffallende System auch schon von anderen Forschern beobachtet und beschrieben worden ist. Ich glaube kaum, dass es identisch ist mit dem System, das Retzius beim Katzen- und Kaninchenembryo beschrieben und in Fig. 2 der Taf. XXXII seines Werkes abgebildet hat. Vielleicht deckt sich dieses System mit den Fasern, die Salzmann „an der inneren Fläche der Grenzschicht“ beschreibt.

Unmittelbar an der hinteren Fläche der Grenzschicht, in ihrer inneren Abteilung, lässt sich in einer schmalen Zone eine

mit der Grenzschrift parallele Fibrillierung nachweisen. Dahinter wird die Anordnung der Fibrillen zu einer gleichmässigen, ohne bestimmte Orientierung, welches Verhalten dann weiter hinten wieder der sagittalen Faserung der intermediären Schichte Platz macht. Eine auffallende Erscheinung in dem Glaskörpergebiet unmittelbar hinter der Grenzschrift sind die zuerst von Retzius beschriebenen feinen Membranellen, die, sich von der Grenzschrift ablösend oder auch hinter dieser frei entstehend, in regellos gewundenem, von Fall zu Fall verschiedenartig geschlängeltem Verlauf gegen das Innere des Glaskörpers hinziehen, wo sie dann, immer noch in der vorderen Abteilung des Glaskörpers, pferdeschweifartig in ihre Fasern zerfallen und sich der Beobachtung entziehen. Ihr Bau fügt sich dem Lamellenschema ein, wir sehen nämlich eine dichte Interfibrillärsubstanz, die die flächenhaft geordneten Fasern zusammenhält. Sie bestehen manchmal aus mehreren Unterlamellen, in die sie sich dann bei ihrer Auflösung aufsplintern. Retzius hat diese Membranellen schon eingehend beschrieben und in Fig. 3 der Taf. XXX in einer unerreichbar schönen Abbildung zur Darstellung gebracht. Besonders charakteristisch und konstant scheint, wie dies auch Retzius hervorhebt, eine wellige Membranelle zu sein, die von der Grenzschrift dicht vor ihrem Ansatz an der Linse ausgeht, um nach hinten und ein wenig nach innen zu verlaufen und sich in einiger Entfernung hinter der Linse zu verlieren. Ich finde diese Membranellen schon früher wohl ausgeprägt.

Das hinter dem Linsenpol befindliche Glaskörpergewebe erscheint locker und regellos; etwas seitlich vom Pol scheinen sich die Fibrillen parallel der Linsenoberfläche zu ordnen. Ich habe nichts dem von Berger beschriebenen Espace postlenticulaire Ähnliches gefunden.

Stilling hat bekanntlich vor einigen Jahren eine neue Akkomodationstheorie aufgestellt, in der dem Glaskörper eine wichtige mechanische Aufgabe zufällt. Die histologischen Beobachtungen sind dieser Theorie nicht günstig, indem sie jede Spur einer besonderen Anordnung oder Verdichtung der retrolentikulären Glaskörperpartie, wie es die Theorie erfordern würde, vermissen lassen.

Kehren wir zur Gegend der Ora serrata zurück. Hier sehen wir in früheren Stadien vom Epithel des Orbiculus ciliaris mit

breiter Basis das sich nach hinten wendende Retziussche Fibrillensystem entspringen. Auch hier begegnen wir diesem System, mit dem Unterschied nur, dass es zu einem wesentlich schmäleren, etwa 0,05—0,1 mm breiten, dichten, ja sogar wegen seiner Dichtigkeit fast homogen erscheinenden Faserbündel konzentriert erscheint, das mit dem Ciliarepithel dicht an der Ora serrata in Verbindung steht und von hier im Anschluss an die hier beginnende Pars optica retinae nach hinten zieht, um sich etwas weiter hinten pferdeschweifartig in seine sagittal ziehenden Elemente aufzulösen. Im Ursprungsgebiet dieses Bündels fehlt ein Abschluss des „Orbicularraumes“, indem die vordere Grenzschicht des Glaskörpers in der Tat, wie dies schon lange bekannt ist, nicht ganz bis an die Ora serrata oder das Ciliarepithel reicht, sondern schon früher frei ausläuft. Man kann demnach hier mit einer gewissen Berechtigung von einer „spaltförmigen“ Öffnung des Zonularraumes sprechen, wie es Salzmann tut.

Die sekundären Bündelchen, in die das Retziussche Bündel zerfällt, lassen sich ziemlich leicht in der peripherischen Zone des Glaskörpers nach hinten verfolgen. Zwischen diesen erkennt man ein ausserordentlich feines, dichtes Fasergeflecht, das, wohl aus besonders zarten aber dicht gewebten Elementen bestehend, durch seine Dichtigkeit eine grössere Konsistenz der Rindenpartie des Glaskörpers gegenüber den inneren Teilen histologisch begründet. Die wohl abgegrenzte Rindenlage nimmt aber nicht den ganzen Umfang des Auges in Anspruch, weiter hinten, gegen den Augenhintergrund zu, verliert sich sowohl die histologische Eigenart, wie die Abgrenzung dieser Lage nach innen. Mit anderen Worten: eine besondere Rindensubstanz kommt dem Glaskörper nur in den seitlichen Gebieten, d. h. im Äquatorgebiet und in den vor diesem gelegenen Bezirken des Auges zu. Hier ist die Rindenlage, wie schon erwähnt, gegen die intermediäre Schichte besonders in ihrer vorderen Abteilung durch eine Verdichtungsmembran abgegrenzt, die sich weiter hinten, in Einzelfasern zerfallend, auflöst.

Ein weiteres Strukturdetail der Rindenlage sind senkrecht auf die Netzhaut verlaufende, die Rindenschichte nach der Augenmitte zu durchsetzende, schwach angedeutete helle und dunkle Streifen, die sich teilweise auch noch in die intermediäre Schicht verfolgen lassen. Wir haben hier ein radiäres System von flächen-

haft angeordneten Verdichtungs- und Verdünnungszonen vor uns, deren Bedeutung erst an den äquatorialen Durchschnitten hervortritt, wo sie genauer beschrieben werden sollen.

Auf die Rindenlage folgt nach innen die intermediäre Zone, die schon vorhin charakterisiert wurde. Bezeichnend für sie ist die schon etwas lockerere, aber grobfaserige Beschaffenheit des Grundnetzes, sowie der Gehalt an sagittalen Fasern, weiterhin, dass sie durch stärkere Längsbündel oder richtiger Membranellen durchsetzt ist, ebenso wie durch die inneren, oft winklig geknickten Fortsetzungen der soeben beschriebenen Verdichtungs- und Verdünnungstreifen.

Das innere Gebiet ist, obwohl hier die einzelnen Glaskörperfasern am grössten von den drei Partien des Glaskörpers erscheinen, der hellste, am lockersten strukturierte Abschnitt des Glaskörpers. Sein helles Aussehen ist bedingt durch den weitmaschigen Bau des Glaskörpergerüsts, durch den geringen Besitzstand an stärker hervortretenden Fasern — die vorhandenen zeigen hauptsächlich einen sagittalen Verlauf — und durch die Gegenwart von vakuolenartigen, fast ganz strukturlosen Stellen, die aber gegen die Umgebung nicht scharf abgesetzt sind. Wir begegnen also hier einer neuen Erscheinung gegen die früheren Altersstufen. Schon Retzius und Salzmann geben die Gegenwart solcher heller, strukturloser Stellen im Glaskörper des Menschen an, ohne sich darüber zu äussern, ob es präformierte Bildungen oder Kunstprodukte der Fixiermittel sind. Wichtig scheint mir der Nachweis bei Wolfrum¹⁾, dass diese aufgelockerten, verflüssigten Stellen auch schon im unfixierten Glaskörper zu beobachten sind. „Der Kern ist sehr weich“ — sagt Wolfrum — „ja zerfliesslich und nicht immer homogen, sondern wie man sich an Durchschnitten an fixierten wie an unfixierten Präparaten überzeugen kann, nicht gleichmässig gewebt, sondern teilweise zerklüftet“ (l. c., S. 370).

Meiner Überzeugung nach haben wir hier die ersten Spuren seniler Veränderungen im Glaskörper vor uns, eine Verflüssigung einzelner Partien in der inneren Abteilung des Glaskörpers. Vielleicht setzen diese Erscheinungen schon etwas früher ein; leider fehlen mir die entsprechenden Stadien zur genauen Fest-

¹⁾ M. Wolfrum: Zur Frage nach der Existenz des Glaskörperkanals. v. Graefes Arch., 67, 1908, S. 370.

stellung des Zeitpunktes dieses ersten Erscheinens. Es wird sich lohnen, an der Hand der von mir angegebenen Technik zu untersuchen, inwieweit das Auftreten dieser Erscheinung von Refraktionsanomalien des Auges abhängig ist. Dass das histologische Bild der Vakuolen künstlich durch die technische Behandlung des Glaskörpers hervorgerufen sein sollte, kann ich mir kaum denken. Höchstens möchte ich die Möglichkeit zugeben, dass fast vakuolenartig aufgelockerte Stellen des Glaskörpers durch die Behandlung zu ganzen Vakuolen umgestaltet werden, durch Zerstörung der in ihnen befindlichen spärlichen Fibrillenreste. Diese Möglichkeit scheint mir auf Grund der Beobachtung nicht vollkommen ausgeschlossen zu sein, da ich manchmal am Rand der Vakuolen zusammengedrücktes, dichteres Fibrillengewebe wahrgenommen habe.

Im Augenhintergrunde legt sich der Netzhaut oberflächlich eine schmale tangentielle Fibrillenlage an, die nach vorne zu bald regelloser wird und ganz aufhört. Vor der Sehnervpapille erscheint diese Schichte weniger regelmässig, auch können wir hier regellose kleine Faserbündelchen und Züge finden. Die Tangentialschicht wird seitlich durch ein schwaches System radiärer, von der Netzhaut gegen den Augenmittelpunkt hinziehender Bündelchen gekreuzt.

Nach dem im allgemeinen Teil Gesagten ist es wohl kaum nötig, besonders hervorzuheben, dass eine Membrana hyaloidea auch in Spuren nicht wahrzunehmen ist. An die Innenfläche der Netzhaut schliesst sich unmittelbar der zarte Bau des fibrillären Glaskörpers an. Ebenso wenig existiert eine sog. „hintere Grenzschichte“. Salzmann hat aller Wahrscheinlichkeit nach den Anfangsteil des Retziusschen Bündels als solche beschrieben. Hiermit wird auch die Namengebung von Salzmann „Zonularspalt“ hinfällig.

Betrachten wir jetzt das Bild, das uns Äquatorialschnitte des Auges darbieten (Fig. 7).

Wie ich es im allgemeinen Teil vorausgeschickt habe, lassen sich die im Glaskörper befindlichen Fasersysteme ziemlich scharf in zwei Gruppen teilen, in solche, die in meridionalen Schnitten und in solche, die in äquatorialen Schnitten am besten zur Beobachtung kommen. An anderen Schnitten als an den zu ihrer Beobachtung geeigneten sind die betreffenden Systeme überhaupt

kaum zu sehen. Daher kommt es, dass, wenn man den Glaskörper zuerst z. B. an Horizontalschnitten untersucht und sich mit dem an diesen sichtbaren Bilde vertraut gemacht hat, das total verschiedene und mit jenem scheinbar zusammenhangslose Bild, das ein Äquatorial- oder Paräquatorialschnitt darbietet, überraschend wirken muss. Es treten hier radiäre und zirkuläre Fasersysteme in die Erscheinung, von denen an den erstgenannten Schnitten kaum etwas wahrzunehmen war. Sie sind hier so scharf ausgeprägt, dass man zur Überzeugung kommen muss, dass sie im entwickelten menschlichen Auge eigentlich noch eine wesentlichere Rolle spielen, als die im Meridionalschnitt sichtbaren Fasersysteme, und es scheint, dass sie im höheren Alter noch an Stärke und Deutlichkeit zunehmen, während die meridionalen Systeme eher zurücktreten.

Die durch einen hellen Streifen getrennten beiden Hälften der Abbildung 7 stellen in verschiedenen Frontalebene des Auges angelegte Schnitte des Auges dar. A entspricht einer Reihe von Ebenen, die unweit hinter der Ora serrata beginnen. B gibt eine Reihe von Schnitten weiter hinten bis etwa 3–3,5 mm vor der tiefsten Stelle des Augenhintergrundes wieder.

Fassen wir zunächst den Schnitt A ins Auge. Ergänzend zu dem eben Gesagten ist noch hinzuzufügen, dass in dieser Abbildung verschiedene Ebenen kombiniert sind. Der obere Teil des Schnittes bei A ist dem Auge unmittelbar hinter der Ora serrata, der untere bei C in einer sich mehr dem Augenäquator nähernden Ebene entnommen, die Mittelpartie desselben entspricht der Übergangsstelle zwischen beiden Ebenen. Auffallend stark ist im Bereich der ganzen Halbfigur die scharfe Trennung von Rinde und Mark. Die Trennungslinie entspricht der schon im Meridionalschnitt beschriebenen lamellenartigen Trennungslinie zwischen Rindenlage und intermediärer Schicht. Die Rindenlage zeigt in ihrer mehr nach vorne gelegenen Partie, besonders im Anschluss an die Netzhaut, eine ziemlich weit auseinanderliegende konzentrische Streifung. Diese ist bedingt durch die hier schon leicht fächerförmig aufgelösten Bündelchen des Retziusschen Systems. Man erkennt übrigens am Äquatorialschnitt, dass diese Bündelchen eine Tendenz zu membranartiger, flächenhafter Anordnung zeigen, woraus eben die konzentrischen Linien des frontalen Durchschnittes zustande kommen. Zwischen diesen konzentrischen

Zügen liegt ein feines, dicht gewebtes Fibrillennetz mit ausgesprochen zirkulärer Anordnung seiner Elemente, die weiter hinten im Äquatorialgebiet noch ausgesprochener wird. Von dieser zirkulären Orientierung der Elemente in der Rinde war an den meridionalen Schnitten nichts wahrzunehmen, was ja auch natürlich ist, da die zirkulären Fibrillen an solchen Präparaten punktförmig durchschnitten erscheinen müssen.

Schon in der hinteren Abteilung der vorderen Hälfte des Schnittes, in höherem Maße aber in dessen hinterer Hälfte tritt als auffallende Erscheinung eine ziemlich regelmässige radiäre Streifung der ganzen Rindenlage hervor. Vorne wird sie noch durch die vorhin beschriebenen konzentrischen Züge gekreuzt, in der hinteren Hälfte aber fällt dieses störende Moment weg, so dass diese Streifung allein das Bild beherrscht. Von vorne nach hinten wird sie allmählich deutlicher und regelmässiger. Die Rindenschicht wird durch diese Streifen in eine Anzahl schmaler radiärer Sektoren geteilt. Wir sehen einen Wechsel dunkler und heller Streifen, ungefähr von gleicher Breite. Eigentlich sind es schmale, lang ausgezogene Pyramiden mit äusserer Basis. Untersucht man diese Streifen auf ihre Entstehung, so erkennt man, dass die dunkleren durch dichtere Anordnung der Fibrillenzüge und -netze bedingt sind. Mit stärkerer Vergrösserung kann man sicher feststellen, dass es sich so wie in den ähnlichen Bildungen des Kinderauges (Textfig. 4) speziell um eine Verdichtung des diffusen Netzes handelt, das die Zwischenräume zwischen den zirkulären Fasern, mit denen es übrigens anastomotisch zusammenhängt, ausfüllt. An der Zeichnung war es allerdings nicht möglich, schon wegen der schwachen Vergrösserung, dies in entsprechender Weise darzustellen; es sieht aus, als ob eine Verdickung der zirkulären Züge die Ursache der dunkleren Streifen sei, was natürlich entsprechend zu korrigieren ist, obwohl eine Verdickung auch der zirkulären Elemente im Bereiche dieser Bildungen ohne Zweifel nachzuweisen ist.

Wir haben hier scheidewandartige, durch die Verdichtung des Glaskörpergewebes gebildete Gebilde vor uns, die in meridionaler Richtung beinahe die ganze Rinde durchziehen und sie apfelsinenartig in radiäre Sektoren teilen. Vorne, hinter der Ora serrata, und hinten, im Augenhintergrunde, lösen sie sich im umgebenden Gewebe auf.

Die helleren Streifen sind wesentlich strukturärmer, ohne aber auch an den hellsten Stellen ganz faserfrei zu sein. Stellenweise bildet sich in der Mitte der hellen Streifen ein ganz schmaler dunklerer Streifen durch Verdichtung der Grundfibrillen heraus, vergleichbar etwa dem Streifen Z in der isotropen Substanz der quergestreiften Muskelfaser. Hervorzuheben ist noch, dass die Streifen in den vorderen Augengebieten nicht bis zur Netzhaut zu reichen scheinen, so dass die unmittelbar an die Netzhaut grenzende Glaskörperlage bloss durch zirkuläre, oder — wenn wir auch das Bild des Meridionalschnittes hinzunehmen — durch eine aus sich kreuzenden zirkulären und meridional-tangentialen Fasern bestehende Lage hergestellt wird.

Die einwärts von der Grenzlage der Rinde gelegene Glaskörperpartie lässt sich ziemlich deutlich in die beiden am Meridionalschnitt erkennbaren Abteilungen scheiden, in die intermediäre Schicht und das Glaskörpermark. Erstere zeigt folgenden Bau:

Zunächst begegnen wir hier auch einer feinen zirkulären Streifung, besonders im Anschluss an die Rinde, während weiter nach innen dieses System mehr und mehr an Regelmässigkeit verliert. Die zweite Erscheinung sind wieder die radiären Verdichtungsstreifen, die aber hier in ihrem Verhalten viel unregelmässiger sind als in der Rindenlage. Sie stellen sich als niedrige Pyramiden mit äusserer, ziemlich breiter Basis und sich rasch zuspitzendem inneren Teil dar, doch ist die Längsachse der Pyramiden selten geradlinig, sondern alle Pyramiden scheinen mit ihren Spitzen sich nach einer Seite umzukrümmen. Die Pyramidenspitzen gehen zumeist in die Durchschnitte feiner Membranellen über, die teilweise schon in das Glaskörpermark hineinragen. Die pyramidenförmigen Verdichtungen der intermediären Lage erscheinen dunkler als die der Rindenschicht, sie liegen nicht immer in der unmittelbaren Fortsetzung der Rindenstreifen, sondern entspringen manchmal in regelloser Verschiebung im Verhältnis zu den inneren Enden der Rindenstreifen. Besonders in der inneren Hälfte der intermediären Schichte ist das zwischen den einzelnen Verdichtungen gelegene Gewebe vollkommen regellos und sehr locker.

Auch in der intermediären Lage legen uns also die histologischen Bilder einen Aufbau des Glaskörpers aus radiär angeordneten Sektoren nahe, wobei natürlich unter diesem Aufbau

nicht die Zusammensetzung aus ähnlich angeordneten selbständigen Teilen zu verstehen ist, sondern nur der Wechsel dichter und lockerer strukturierter Teile. Erst an der Grenze des Glaskörpermarkes hört diese Struktur auf. Nach vorne zu reichen diese Verdichtungen nicht bis zur vorderen Grenzschichte, sondern lösen sich ungefähr in der Höhe der Ora serrata im umgebenden Gewebe auf. Das hier, hinter der vorderen Grenzschichte gelegene Gewebe bildet also eine einheitliche Lage.

Was nun das Rindenmark betrifft, so fällt auch auf dem Äquatorialschnitt dessen helle, lockere Beschaffenheit auf, bedingt durch das sehr weitmaschige Fibrillennetz. Auch hier erkennt man vakuolenartige strukturarme oder ganz strukturlose Gebiete. Eine sehr auffallende Erscheinung sind hier aber schmale Streifen, die in der Fortsetzung der pyramidenförmigen Verdichtungen der intermediären Schichte, mit ihren umgebogenen Spitzenteilen winklig zusammenhängend, nach der Augenmitte zu verlaufen. Es sind das Durchschnitte von zarten Membranellen im vorderen Teil des Auges, die sich auf dem Meridionalschnitt infolge ihrer Dünne bloss als zarte sagittale Linien darstellten. Sie sind übrigens nur in den vorderen Gebieten des Glaskörpermarkes ausgeprägt, schon etwas weiter hinten werden sie unsichtbar.

Wenden wir uns nun der anderen Hälfte der Abbildung zu, die die Verhältnisse des Glaskörpers in der hinteren Augenhälfte vergegenwärtigt. Auch in dieser Zeichnung sind die Verhältnisse in verschiedenen Ebenen zur Darstellung gebracht: die untere Hälfte der Zeichnung bringt uns die Verhältnisse in der Äquatorgegend vor Augen, während nach oben zu mehr und mehr nach hinten hin angelegte Schnitte zu Grunde gelegt wurden. Im ganzen stellt also die Abbildung in ihren beiden Hälften eine Kombination sich spiralförmig von vorne nach hinten aneinander schliessender Schnittfragmente dar. In der Äquatorgegend, die etwa das untere Drittel der Abbildung in sich fasst, erscheint die Rindenschicht immer noch durch eine Grenzmembran von der intermediären Schicht getrennt, die aber hier schon ihre Rolle auszuspielen beginnt. In der Rinde erkennen wir immer noch klar die zirkuläre Faserung und ebenso die dunklen und hellen radiären Streifen, die sich gegen früher nur dadurch unterscheiden, dass sie jetzt schon bis dicht an die Netzhaut heranzureichen scheinen und dass die dunklen Streifen zumeist schmaler

sind als vorher. An der intermediären Schichte sehen wir keine wesentlichen Änderungen. Das Mark lässt die vorhin beschriebenen Membranellen vollkommen vermissen: es stellt ein helles, locker gefügtes Gewebe, ohne bestimmte Orientierung seiner Elemente dar.

Wenn wir weiter nach hinten, d. h. in der Abbildung nach oben gehen, so ergibt sich als Unterschied nur der Schwund einer ausgesprochenen Grenzmembran zwischen Rinde und intermediärer Schichte, wobei aber die Trennung beider immer noch erkennbar ist durch eine allerdings verschwommene leichte Verdichtung des Gewebes zwischen beiden. Auch werden die radiären Verdichtungsstreifen in beiden Lagen sowohl in der Rinde wie in der intermediären Schicht schmaler, undeutlicher, sie hängen jetzt in den beiden Schichten unmittelbar miteinander zusammen, der Verdichtungsstreifen setzt sich geradlinig von der Netzhaut bis zum Rindenmark fort. Die zirkuläre Faserung der Rinde ist immer noch klar zu erkennen.

Mit der oberen Hälfte der Abbildung befinden wir uns nun schon ganz im Augenhintergrunde. Als wesentlicher Unterschied ergibt sich, dass in der Rinde die radiären Streifen so gut wie ganz aufhören und auch in der von dieser kaum mehr scharf abgrenzbaren intermediären Schicht fast unsichtbar werden. Etwas weiter hinten tritt aber die radiäre Streifung der Rinde merkwürdigerweise wieder, wenn auch schwach, hervor, während sie in der intermediären Lage ganz unsichtbar wird. Im hintersten Abschnitt fehlen aber die radiären Streifungen überall. Das Glaskörpermark erscheint in allen Ebenen in einheitlicher Form, wie vorhin geschildert.

Der Befund radiärer Verdichtungs- und Verdünnungszonen im Glaskörper lässt eine Anknüpfung an die Hannoversche Apfelsinentheorie zu. Eigene Untersuchungen fehlen mir allerdings über das makroskopische Verhalten des Glaskörpers nach Erhärtung in verschiedenen Reagentien — am frischen Glaskörper lässt sich von einer solchen Struktur nichts wahrnehmen —, doch kann man sich recht gut vorstellen, dass sich bei gewissen Fixierungen des Auges die im mikroskopischen Bild so deutliche radiäre Folge dichter und dünnerer lamellenartig angeordneter Zonen in einer gewissen mit freiem Auge sichtbaren Streifung oder Spaltbarkeit ausspricht.

Von diesem Gesichtspunkte aus wird es interessant sein, die Angaben Hannovers (1845) hier wörtlich anzuführen. Es heisst: „Man kann den Bau des Glaskörpers am bestimmtesten mit dem Bau einer Apfelsine vergleichen, die man bekanntlich in mehrere Sektoren zerlegen kann. Macht man einen senkrechten Querschnitt eines in Chromsäure wohl gehärteten Auges, so sieht man auf der Schnittfläche eine Menge nach innen konvergierender feiner Streifen, welche die Radien der Sektoren sind.“ „Die Winkel der Sektoren reichen indes nicht ganz bis in die Achse.“ „Ich habe an zwei Augen ungefähr 180 Radien gezählt, weshalb der ganze Glaskörper aus ungefähr ebensoviel Sektoren zusammengestellt ist. Doch können zwei oder drei Sektoren während ihres Konvergierens gegen die Mitte des Auges miteinander verschmelzen.“

Ich kann hierzu bemerken, dass ich mir die Mühe genommen habe, an meinen Präparaten die Zahl der Hannoverschen Sektoren, d. h. der Verdichtungsstreifen im Äquatorialschnitt, annähernd festzustellen und habe ebenfalls etwa 180 gefunden.

Auch die Erfahrungen Stillings, die er am unfixierten menschlichen Material über die Struktur des Glaskörpers mit Hilfe seiner Injektionsmethoden in letzterer Zeit gemacht hat, lassen sich mit dem von mir beschriebenen mikroskopischen Bilde und ebenso mit der Hannoverschen Darstellung in Einklang bringen. Stilling fand, dass sich bei dem Aufträufeln von Farbstofflösung auf die hintere Fläche des Glaskörpers eine axiale Partie des letzteren sozusagen momentan mit dem Farbstoff anfüllt. In dieser Partie erkennen wir das auf dem mikroskopischen Bild so klar ausgeprägte Glaskörpermark mit seiner lockeren, für die Aufnahme von Flüssigkeiten so geeigneten Struktur. Diese zentrale Partie des Glaskörpers hat nach Stilling gegen die peripherische „vorhangartige, faltenförmige Ausläufer“. Diese Ausläufer dürften den radiären Verdünnungszonen zwischen den Verdichtungsstreifen entsprechen.

Endlich ist auch auf die interessante Beobachtung von Eversbusch¹⁾ hinzuweisen, der bei einem Blutaustritt in das Innere des Auges am Lebenden das ausgetretene Blut sich im Glas-

¹⁾ O. Eversbusch: Ein, auch in anatomischer Hinsicht beobachtenswerter Fall . . . etc. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., 1899.

körper vom Zentrum aus nach der Peripherie sternförmig verbreiten sah.

Aber auch für das Zustandekommen der Angaben über eine konzentrische Struktur geben unsere Befunde eine Erklärung. Wir haben gesehen, dass in den paräquatorialen Schnitten aus der vorderen Augenhälfte die Rindenlage wie durch konzentrische Membranellen sozusagen in mehrere Etagen geteilt erscheint. Von diesen Membranellen hörten wir, dass sie die Fortsetzungen des in seine Einzelbestandteile zerfallenen Retziusschen Bündels sind. Allerdings sind diese Streifen gerade nur in der vordersten Abteilung des Auges bis in einiger Entfernung hinter der Ora serrata nachzuweisen. Nun kann man sich recht gut vorstellen, dass es gewisse Fixiermittel gibt, die den Glaskörper gerade im Sinne dieser konzentrischen Membranellen zerlegen oder zerfallen lassen. Auch kommt hier die Grenzmembran zwischen Rindenschicht und intermediärer Schicht in ähnlichem Sinne in Betracht. Allerdings trifft dies alles gerade nur für die vordersten Abteilungen des Auges und gerade nur für die Rindenschicht des Glaskörpers zu. Letzterem Umstande entspricht auch tatsächlich die Darstellung Iwanoffs (1872), eines Anhängers der Zwiebel-schalenlehre, der hervorhebt, dass die konzentrische Struktur gerade nur in der äusseren Schicht des Glaskörpers nachzuweisen ist. Wir haben gesehen, dass die konzentrischen Verdichtungs-membranellen in der vorderen Abteilung der Grenzschicht beim Kinde noch fehlen und erst mit der Vollreife des Individuums zur vollen Entwicklung gelangen. Damit stimmen die Angaben Addarios²⁾ überein, dass die konzentrische makroskopische Struktur im Auge des Neugeborenen noch kaum angedeutet ist und erst später in die Erscheinung tritt.

Glaskörper eines 60 Jahre alten Mannes.

In diesem Alter setzt der Glaskörper einer tadellosen histologischen Verarbeitung bereits grosse Schwierigkeiten entgegen. Es liegt dies hauptsächlich an der schon sehr ausgesprochenen Verflüssigung und Auflösung einzelner Teile desselben, besonders im Bereiche des von mir „Glaskörpermark“ genannten inneren

²⁾ C. Addario: Sulla struttura del vitreo embrionale e dei neonati, sulla matrice del vitreo e sull' origine della Zonula. *Annali di Ottalmol.*, 1902.

Abschnittes. Die Vakuolen der inneren Partien bedingen es, dass selbst bei vorsichtigstem Vorgehen beim Fixieren und Einbetten der Glaskörper zusammenschrumpft, oder zumindest das Mark ganz zugrunde geht. Es handelt sich hier offenbar um physiologisch-senile Veränderungen. Stilling hat ihnen schon auf Grund makroskopischer Beobachtungen Aufmerksamkeit geschenkt. Sie lassen sich ohne jede Behandlung am frischen Auge beobachten. Stilling sagt: „Im Glaskörper sehr alter Leute, über 70 Jahren, findet man die zentrale weiche Substanz geschwunden bis auf Reste, die bei der Färbung wie membranöse Fetzen aussehen.“ Ich kann dem hinzufügen, dass ich bei der makroskopischen Präparation des Auges schon bei etwas jüngeren Individuen ähnliche Wahrnehmungen machen konnte.

Rindenschicht und intermediäre Schicht lassen sich noch beide unterscheiden; sie weisen zwar einige histologische Verschiedenheiten gegen früher, aber durchaus keine ausgesprochenen senilen degenerativen Veränderungen auf. Die radiären Verdichtungsstreifen der peripherischen Schichten erscheinen etwas schmaler gegen früher, aber Hand in Hand damit noch markanter und stärker hervortretend. (Textfig. 6.) Einzelne von ihnen

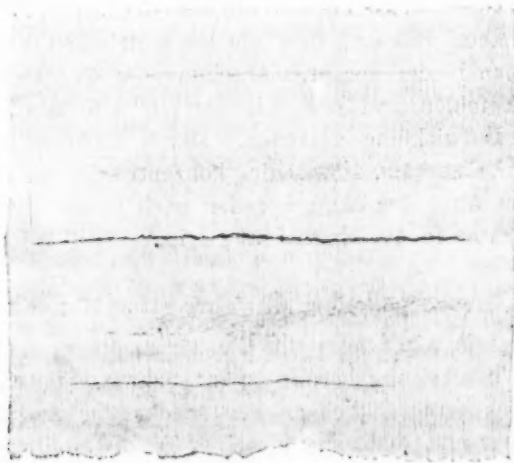


Fig. 6.

60 jähriger Mann. Aus einem äquatorialen Frontalschnitt des Auges. Radiäre Verdichtungsstreifen der Rindenzone des Glaskörpers. Immersion.

können sich zu förmlichen Membranellen verdichten, die allerdings, mit stärkeren Vergrösserungen betrachtet, sich nicht als richtige Membranen, sondern als dichte Fibrillengeflechte darstellen. In der Textfig. 6 treten zwei von den Verdichtungsstreifen membranartig hervor. Auch in der intermediären Schicht weisen die radiären Streifen eine ähnliche Veränderung auf. Das Grundnetz der intermediären Schicht erscheint immerhin lockerer als auf dem früheren Stadium. Im grossen und ganzen rechtfertigt das mikroskopische Bild die Angabe Stillings (1911), derzufolge: „der feste periphere Ring selbst im hohen Alter vollkommen erhalten ist“.

Verhältnismässig wohl erhalten ist auch noch das tangential System im Augenhintergrunde. Auch die Fibrillenanzordnung in der Gegend der Ora serrata zeigt keine wesentlichen Veränderungen.

Die zentralen Teile weisen auf dem Schnitt ein Degenerationsbild auf, das Bild unregelmässiger Hohlräume mit fetzenartigen Resten des zerrissenen und durch die Fixiermittel zusammengebackenen reduzierten Fibrillengewebes; hier und da erkennen wir noch die Reste des fibrillären Glaskörpergerüsts in seiner netzartigen Anordnung.

Für alle Teile des Glaskörpers gilt, dass sich die Fibrillen im allgemeinen etwas stärker als auf früheren Altersstufen darstellen.

Zusammenfassung.

1. Der einzige wesentliche morphologische Bestandteil des Glaskörpers des Menschen ist sein fibrilläres Gerüstwerk. Die Fibrillen stellen teils ausserordentlich feine, teils gröbere Faserbildungen dar, die sich vielfach verzweigen und miteinander in anastomotischer Verbindung stehen. Im Präparat stellen sie sich varikös dar, im Lebenden sind sie wahrscheinlich von ganz glatter Oberfläche.

2. Das Fibrillenwerk des Glaskörpers ist nicht als eine leblose, etwa kutikuläre Bildung, sondern als ein zu selbständigem Wachstum und vielseitiger Differenzierung befähigtes Organ aufzufassen, das seine selbständige Differenzierungs- und Reaktionsfähigkeit durch das Hervorbringen besonderer Faserbildungen und Fasersysteme beweist.

3. Es bildet kein ganz regelloses Gewirr, sondern lässt, vergleichbar der Knochenspongiosa, gewisse typische Fasersysteme erkennen, die bei den im gleichen Alter stehenden Individuen stets im Grossen und Ganzen in derselben Form wiederkehren.

4. Unter den Gründen, aus denen sich diese Anordnung der Glaskörperfibrillen erklären lässt, kommt im Auge des Menschen an erster Stelle die mechanische Bedeutung in Betracht.

5. Die inneren Differenzierungsvorgänge des Glaskörpers setzen sich beim Menschen ununterbrochen bis ins reifere Alter fort und lassen sich selbst noch in einem Stadium nachweisen, wo daneben auch schon senile Veränderungen im Glaskörper Platz gegriffen haben. Bis zum 20. Lebensjahre sind diese Differenzierungen rasch vorgehend und führen zu einer beinahe vollständigen Umlagerung der Fibrillensysteme, über dieses Alter hinaus spielen sie sich langsam ab und bestehen weniger in dem Hervortreten neuer Fibrillensysteme als in der stärkeren Ausprägung bereits früher vorhandener.

6. Die ersten regressiven Erscheinungen treten, neben den progressiven, gegen das 40. Lebensjahr auf, und zwar betreffen sie die zentralen Teile des Glaskörpers. Um das 60. Lebensjahr haben sich letztere in der Regel bereits zum grössten Teile aufgelöst und finden sich hier nur Reste des Glaskörpergewebes, dagegen bleiben die peripherischen Schichten des Glaskörpers bis zum hohen Alter verhältnismässig gut erhalten. Es ergeben sich übrigens in diesen Verhältnissen ausgesprochene individuelle Unterschiede.

7. Als Orientierungsmittelpunkt für alle Fibrillensysteme des Glaskörpers dient der Mittelpunkt des Auges. Man kann sie in meridionale, zirkuläre und radiäre einteilen. Die ersteren lassen sich am besten an meridionalen, die beiden letzteren an frontalen Durchschnitten des Auges untersuchen.

8. Beim 7 Monate alten Fetus (Fig. 1) liegt noch ein wohlentwickelter Glaskörperkanal vor. Das zirkuläre und radiäre System sind noch kaum entwickelt, hingegen treten ein meridionales und ein longitudinales Fasersystem deutlich hervor. Der Glaskörper weist eine meridional-fibrillierte Rindenlage, eine sagittal-fibrillierte intermediäre Zone und einen regellos strukturierten zentralen Abschnitt auf.

9. Das Auge des zwei Monate alten Kindes (Fig. 2) vergegen-

wärtigt uns den im Schwunde begriffenen Kanal; wahrscheinlich gelangt dessen Schwund in den nächstfolgenden Monaten zum Abschluss. Im Auge des entwickelten Menschen ist keine Spur des Glaskörperkanales mehr vorhanden. Der Schwund des Kanales geht durch Auflösung seiner membranösen Wandung und durch Verwischung des intra- und extrakanalikulären Fibrillenwerkes vor sich. Das Bild der Glaskörperarchitektur wird durch ein randständiges meridionales und ein zentrales sagittales System beherrscht. Eine konsistentere Rinde und ein weiches Mark ist noch nicht zu unterscheiden.

10. Im Glaskörper des 3 Jahre und 4 Monate alten Kindes (Fig. 3—4) ist als neue Erscheinung das Hervortreten eines radiären, sektorenartigen Systems festzustellen.

11. Beim 13 Jahre alten Kinde (Fig. 5) erreicht der äussere Teil des Glaskörpers ein gewisses Ruhestadium, während im Innern immer noch mächtige Faserzüge zu beobachten sind, die später dem Schwunde verfallen.

12. Das 20. Lebensjahr bildet einen gewissen Wendepunkt in den Differenzierungsvorgängen des Glaskörpers, indem von diesem Zeitpunkt ab die weiteren Differenzierungen nur mehr in dem stärkeren Hervortreten schon früher vorhandener Fibrillensysteme und nicht in dem Auftreten neuer Bestehen.

13. Der Typus des vollentwickelten Glaskörpers, wie er sich etwa im Auge eines 46 Jahre alten Individuums (Fig. 6) darstellt, lässt sich folgendermassen schildern. An einem meridionalen Schnitt erscheint der Glaskörper aus drei Zonen bestehend. Die Rindenlage zeichnet sich durch dichtere Struktur aus — sie ist wohl auch konsistenter —; ihre Faserung zeigt eine meridionale Faserrichtung, die Fibrillen drängen sich nach vorne zum „Retziusschen System“ zusammen, das sich auf dem Durchschnitt als schmales, ziemlich kompaktes Bündelchen darstellt, welches dicht vor der Ora serrata am Epithel des Orbiculus ciliaris zu haften scheint. Nach innen von der Rinde, von dieser in den vorderen Gebieten des Auges durch eine Verdichtungsmembran abgegrenzt, liegt ein looseres, ebenfalls durch meridionale Verlaufsrichtung gekennzeichnetes Fasersystem, das sich vorne in einer am ciliaren Epithel haftenden Faserung verliert. In letztere eingebettet findet sich hinter der vorderen Grenzschicht ein besonderes System von auffallend dicken, straffen Fasern, die sich infolge ihres mit dem

Orbiculus ciliaris parallelen Verlaufs mit den anderen Fasern kreuzen. Der ca. 7 mm breite innerste Abschnitt des Glaskörpers („Glaskörpermark“) wird durch ein besonders lockeres, diffuses, nur einzelne sagittal orientierte Elemente aufweisendes Gewebe dargestellt, in dem als Zeichen der beginnenden regressiven Vorgänge kleinere und grössere Vakuolen zu beobachten sind.

In äquatorialen frontalen Schnitten tritt ausser einer zirkulären Faserung besonders ein stark entwickeltes radiäres System in den Vordergrund. Es besteht aus streifenförmigen Verdichtungen, die, durch lockerer strukturierte Schichten voneinander getrennt, die Rinde des Glaskörpers in radiäre Sektoren teilen. Sie setzen sich, noch schärfer ausgeprägt, als schmale membranellenartige Bildungen in die intermediäre Zone fort, innerhalb deren sie bis zur zentralen Substanz zu verfolgen sind. In letzterer lösen sie sich im lockeren Glaskörpergewebe auf.

14. Weder die Pappenheimsche Lehre vom konzentrischen Aufbau des Glaskörpers, noch die Hannoversche Lehre vom Apfelsinenaufbau entbehrt vollkommen der Begründung, soweit aus histologischen Beobachtungen gefolgert werden darf. Besonders für den Apfelsinenbau sind die histologischen Bilder günstig zu nennen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVI–XX.

- Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Auge eines 7 Monate alten Fetus. Vergrößerung 10 fach.
- Fig. 2. Horizontalschnitt durch das Auge eines 2 Monate alten Kindes. Vergrößerung 10 fach.
- Fig. 3. Horizontalschnitt durch das Auge eines 3 Jahre und 4 Monate alten Kindes. Vergrößerung 6 fach.
- Fig. 4. Frontalschnitt durch das andere Auge desselben Kindes, in der Äquatorialebene angelegt. Vergrößerung 6 fach.
- Fig. 5. Horizontalschnitt durch das Auge eines 13 jährigen Knaben. Vergrößerung 5,5 fach.
- Fig. 6. Horizontalschnitt durch das Auge eines 46 jährigen Mannes. Vergrößerung 7 fach.
- Fig. 7. Frontalschnitt durch das andere Auge desselben Mannes. In der Figur sind verschiedene Ebenen kombiniert dargestellt.

Über die Glomeruli der Vorniere von Torpedo und deren arterielle Gefäße.

Von

J. Rückert, München.

Hierzu Tafel XXI—XXIV und 11 Textfiguren.

Inhalt:	Seite
I. Einleitung	387
II. Die Glomeruli der linken Vorniere und deren Gefäße.	
1. Befunde	389
2. Selachierliteratur	406
3. Vergleichendes	408
III. Die Glomeruli der rechten Vorniere und deren Gefäße	
1. Befunde	421
a) Die Gefäße der rechten Vorniere	421
b) Die Glomeruli der rechten Vorniere	426
c) Rückbildung der rechten Glomerularanlagen	433
d) Zusammenfassung der Befunde von a—c	437
2. Selachierliteratur	440
3. Vergleichendes nebst weiteren Befunden über die Entwicklung der Vornierengefäße	440

I. Einleitung.

In meiner Arbeit „Über die Entwicklung der Exkretionsorgane bei Selachiern“ (1888) habe ich, um die Vornierenatur des vorderen Anlagestückes des Urnierenganges der Selachier zu erweisen, unter anderen Befunden auch das Auftreten von Glomeruli an diesem Abschnitt des Exkretionssystems beschrieben. Ich habe mich damals mit einer etwas summarischen, nur von einer einzigen Abbildung begleiteten Darstellung meiner Beobachtungen begnügt. Auch waren diese nur an der rechten Vorniere von Torpedo angestellt worden, die wegen ihrer eigentümlichen und auffallenden Gefäßverhältnisse zu einer solchen Untersuchung herausforderte.

Diesen Umständen dürfte es zuzuschreiben sein, dass meine Angaben bei den Fachgenossen eine geteilte Aufnahme gefunden haben. Van Wijhe (1889), der als erster zu der Frage Stellung nahm, beschrieb für die rechte und linke Vorniere von *Pristiurus* Bildungen, die er mit den von mir bei *Torpedo* gefundenen verglich und als „Glomus“ der Vorniere ansprach. Er tat dies aber nicht ohne Vorbehalt, und in der Tat sind seine Befunde, wie später gezeigt werden soll, nicht gerade geeignet, das Vorkommen von Vornierenglomeruli bei Selachiern ausser Zweifel zu stellen. Sie wurden denn auch später von C. Rabl (1896) und zwar zusammen mit den meinigen entschieden abgelehnt. Doch sah Rabl selbst einmal auf der linken Seite eines *Scyllium*embryos eine Bildung, die er noch allenfalls als „Andeutung eines Glomerulus“ aufzufassen geneigt ist. Indeß „steht der Befund“, wie er sagt, „zu isoliert, um darauf weitergehende Schlüsse zu bauen“. So kommt Rabl zu dem Ergebnis, dass man bisher bei Selachiern keine „konstante Bildung gefunden habe“, die „als Vornierenglomerulus gedeutet werden dürfte“. Dementsprechend äussert sich auch Felix (1906) in seiner vortrefflichen Bearbeitung der Entwicklung der Harnorgane im Hertwigschen Handbuch mit Zurückhaltung über die Frage. In seiner Schlusszusammenfassung (S. 392 und 394) sagt er, dass die „Selachier keine Glomeruli bilden“.

Unter diesen Umständen schien es mir angezeigt, den Gegenstand nochmals und zwar eingehender als bisher und unter Mitberücksichtigung der linken Vorniere zu bearbeiten. Die äussere Veranlassung dazu gab mir eine Wiederaufnahme meiner Untersuchung der Entwicklung der ersten Gefässbahnen von *Torpedo*, durch die ich auf die Vornierengefässe geführt wurde. Als Objekt dienten mir ausschliesslich *Torpedo*embryonen, zum kleineren Teil meine alten Serien, in der Hauptsache aber neues Material, das ich in den letzten Jahren vor dem Kriege aus der Zoologischen Station zu Neapel erhalten habe. Auch hat mir Herr Kollege H. Marcus eine Anzahl von Serien, namentlich für die älteren Entwicklungsstadien, in freundlicher Weise zur Verfügung gestellt. Die Zeichnungen und einige Pattenmodelle sind von Fräulein Sophie Bachhammer ausgeführt.

Indem ich zur Beschreibung der Embryonen übergehe, schildere ich zuerst:

II. Die Glomeruli der linken Vorniere und deren Gefäße.

1. Befunde.

Der Darstellung ist ein Entwicklungsstadium zugrunde gelegt, in welchem fünf Visceraltaschen ausgebildet und die zweite und dritte nach aussen durchgebrochen sind. Die Zahl der Rumpfsomiten beträgt 39¹⁾. Zu dieser Zeit sind die Quergefäße der Vorniere und die Glomeruli vollzählig entwickelt und zeigen noch keine beginnende Rückbildung. Auch die Vorniere steht auf der Höhe ihrer Ausbildung, sie hat schon fast in ihrer ganzen Länge ein Lumen entwickelt. Von noch jüngeren Stadien auszugehen, würde dem Leser die Arbeit nur erschweren, denn das Wenige, was von der ersten Entstehung der Vornierengefäße für das Verständnis des Ganzen notwendig ist, lässt sich an gelegener Stelle bequem einflechten.

Von drei gleichaltrigen, demselben Muttertier entstammenden Embryonen des Stadiums wurden zwei (Torp. 52 und Torp. 54) in Querschnitte, einer (Torp. 64) in horizontale Längsschnitte zerlegt. Die letztere Serie gibt einen guten Überblick über die gesamte Vorniere, wie der Schnitt der Fig. 13 Taf XXII zeigt. Die Anlage besteht hier, wie dies in der Regel bei *Torpedo* der Fall ist, aus sechs Segmenten, „Vornierendivertikeln“. Diese erscheinen als laterale Ausbuchtungen von sechs aufeinanderfolgenden Urwirbelstielen oder Nephrotomen (N 1 bis N 6 in Fig. 13), welche letztere dem dritten bis achten Rumpfsomiten angehören. Das vorderste, schwächste Vornierendivertikel geht vom lateralen Drittel der hinteren Wand des ersten Nephrotoms aus und ist in seinem Verlauf, ebenso wie das zweite und dritte, stark nach hinten abgelenkt, das vierte weniger stark, das fünfte ist rein quer und das sechste schräg nach vorn gerichtet.

Diesem Verhalten entsprechend erscheint in der nun genauer zu betrachtenden Querschnittsserie des Schwesterembryos Torp. 52 das vorderste Vornierendivertikel erst kaudal vom ersten Vornierensomiten. In Fig. 2, einem Schnitt, der zwischen dem ersten und zweiten Nephrotom hindurchläuft, wird es zum erstenmal

¹⁾ Am aufgehellten Objekt wurden im ganzen 43 Somiten gezählt, deren vorderste vier, wie die Untersuchung der Schnittserien ergab, postotische Kopfsegmente sind.

sichtbar in Form einer ganz leichten Vorwölbung (P.) des Mesoderms, die man übersehen würde, träte sie nicht schon auf dem nächsten Schnitt als deutliche, wenn auch niedrige Falte zutage.

Von hier ab, nach hinten nimmt die Vornierenanlage allmählich an Stärke zu. So finden wir sie in Fig. 3, fünf Schnitte hinter Fig. 2, und schon vorher, als deutliche Rinne. Der Schnitt geht durch die Mitte des zweiten Nephrotoms. Auf dem übernächsten Schnitt (Fig. 4) ist die hintere Wand dieses Nephrotoms getroffen. Hier zeigt sich nun folgendes bemerkenswerte Verhalten. Von der angeschnittenen Wand dieses Urwirbelstückes senkt sich ein keilförmig zugespitzter Fortsatz (Fig. 4 Gl 2) nach abwärts in den dorsalen Abschnitt der einheitlichen Leibeshöhle (C.). Die letztere ist in ihrem grösseren ventralen Teil im Querdurchmesser ziemlich weit, dorsal verengt sie sich aber beträchtlich, indem ihre Seitenwände, besonders das viscerele Mesodermblatt, in ihr Lumen vorspringen. Erst gegen ihr oberes Ende verbreitert sie sich wieder ein wenig dadurch, dass die hier dicke Splanchnopleura medianwärts abbiegt. In dieses erweiterte Endstück der Peritonealhöhle, in welches von oben die Lumina der Nephrotome und seitlich von diesen, von oben und lateral, diejenigen der Vorniere münden, drängt sich der beschriebene Mesodermzipfel soweit herab, dass seine lateral gerichtete Spitze gerade an die auf dem Querschnitt trichterförmige Öffnung der Vornierenrinne zu liegen kommt.

Zwei Schnitte kaudal von Fig. 4, in Fig. 5, ist der Zwischenraum zwischen dem zweiten und dritten Nephrotom getroffen. Hier sieht man, dass in die an die Aorta anstossende Basis des Zipfels ein ventro-lateral gerichteter kurzer Aortenast, ein „Quergefäß der Vorniere“, eindringt und in ihm blind endet (Q 2). Man erkennt jetzt, dass der keilförmige Zipfel (Gl 2) einer durch den Aortenast ausgebuchteten Falte des Mesoderms entspricht. Diese nimmt ihren Ausgang von dem schmalen Streifen des Cölomdaches, der die Mündungen der zwei benachbarten Urwirbel trennt. Ihr laterales Blatt wird oben durch die mediale Wand der Vorniere gebildet, setzt sich aber über diese hinaus noch ventral weiter fort, wodurch die Cölommündung der Vorniere gegenüber der vorhergehenden Figur weiter nach unten verlagert wird. Das mediale Blatt der Falte steigt dorso-median zum oberen Ende der Splanchnopleura empor, in das es sich fortsetzt.

Der folgende Schnitt (Fig. 6), der schon durch die vordere Wand des dritten Nephrotoms geht, zeigt die Falte voll getroffen. Das hintere Ende des Gefäßes ist hier quer durchgeschnitten, es steht nicht mehr mit der Aorta in Verbindung, woraus hervorgeht, dass es nicht nur in ventro-lateraler, sondern zugleich etwas in kaudaler Richtung verläuft.

Weiter hinten, im Bereich des dritten Nephrotoms, biegt das mediale Faltenblatt nicht mehr die Splanchnopleura um, sondern steigt nach oben und lateral empor, um in die laterale Wand der neu auftauchenden Nephrotomhöhle überzugehen. Dies bereitet sich schon im Schnitt der Fig. 6 vor, wird aber deutlicher erst in Fig. 7, in welcher diese Urwirbelhöhle voll getroffen ist. Man sieht, wenn man in diesen Querschnitt eine Horizontale (H) einträgt, welche durch die Spitze der bisherigen Falte geht, dass der Platz der letzteren in Fig. 7 frei geworden ist. Sie hat aufgehört, indem ihr hinteres Ende in eine weiter dorsal gelegene Falte sich zurückgezogen hat, welche die Vorniere mit der lateralen Nephrotomwand verbindet. Dass der Mesodermzipfel der Fig. 4—6 cranial ebenso ausläuft wie kaudal, lehrt ein Vergleich mit Fig. 3, einem der Fig. 7 entsprechenden Querschnitt durch die Mitte des vorhergehenden = zweiten Nephrotoms. Auch hier ist durch die Horizontale H die Ebene angegeben, bis zu welcher die Mesodermfalte der Fig. 5 und 6 sich herabsenkt.

Die hier beschriebene gefäßshaltige Mesodermfalte ist die Anlage eines Vornierenglomerulus und der in der Falte blind endigende

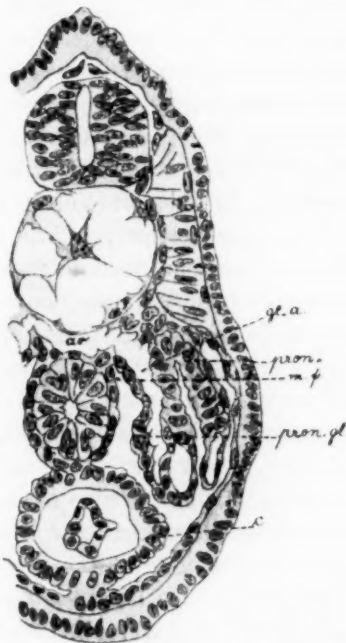


Fig. A.

Querschnitt durch die Vornierengegend eines Embryo von *Petromyzon Planeri* nach Wheeler 1900. Stad. 4, Fig. 29. ao Aorta, c Herz, gla Glomerulararterie, mf Mesenterialfalte (nach Felix 1906), pron Vornierenkanälchen, pron. gl Vornierenglomerulus.

Aortenast (= Quergefäß der Aorta) eine Glomerulararterie.

Wenn man unter den verschiedenen für die Wirbeltiere bekannten Glomerulusformen der Vorniere Umschau hält, so findet man, dass die obige Bildung am meisten der Anlage gleicht, welche Wheeler (1900) für Embryonen von *Petromyzon Planeri* dargestellt hat. Ich gebe zum Vergleich in Textfig. A einen solchen Schnitt aus dem Stadium 4 von Wheeler wieder, welcher die frühe Anlage des Vornierenglomerulus enthält. Die Abbildung ist reproduziert bei Felix in Hertwigs Handbuch der Entw.-Gesch. (Bd. III, Fig. 100). Wenn man sie neben meine Fig. 6 von *Torpedo* hält und namentlich auch den weiter kaudal gelegenen, stärker ausgebildeten Glomerulus der Fig. 9 und den eines älteren Embryo (Fig. 18) mit in Betracht zieht, so ergibt sich in allen wesentlichen Punkten eine Übereinstimmung: In beiden Fällen ragt der Glomerulus als Mesodermfalte frei in die Leibeshöhle herab, dicht medial neben dem Vornierenostium. Das laterale Blatt der Falte wird von der medialen Wand des Vornierenkanälchens und deren ventraler Fortsetzung gebildet, während das mediale, wieder aufsteigende Blatt an seinem oberen Ende sich in die Splanchnopleura umschlägt. In das Innere der Falte dringt von oben ein ventrolateral gerichteter Aortenast ein. Dieser reicht bei *Petromyzon* als wandungsloser Hohlraum allerdings bis in die Spitze des Glomerulus, während er bei *Torpedo* sich meist nur in die Basis desselben verfolgen lässt. Aber der Unterschied ist nebensächlich, da er nur durch die ungleiche Längenentwicklung des Gefäßes bedingt wird. Er kann sich bei stärker ausgebildeten Quergefäßen ganz ausgleichen, wie Fig. 18 lehrt.

Der eben beschriebene Glomerulus von *Torpedo* ist der zweite, in der Richtung von vorn nach hinten gezählt. Der erste Glomerulus wurde, da er schwächer entwickelt ist, in der obigen Beschreibung übergangen. Es sei dies nur nachgeholt. Auf dem Schnitt der Fig. 1, der zwischen dem ersten und zweiten Nephrotom durchläuft, ist er an der Stelle seiner stärksten Entfaltung getroffen. Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 2) erscheint der zugehörige Aortenast, das erste Vornierengefäß oder Glomerulargefäß (Q 1). Dieses ist schwächer als das zweite und schlägt im Gegensatz zu ihm und namentlich den weiter

hinten folgenden eine mehr transversale Richtung ein, indem es sich zwischen den Anschnitt des zweiten Nephrotoms und das vordere Ende der Vorniere (P.) einschiebt zu einem Punkt, an dem später die Vena cardinalis auftritt. Infolge dieser Verlaufsrichtung hat es den Anschein, als ob das Gefäß keine Beziehung zu dem glomerularen Mesodermzipfel der Fig. 1 besäße. Bei genauerem Zusehen aber bemerkt man, dass es sich doch ventral, freilich nur schwach, vorbuchtet, wobei es eine kaum merkliche Falte des Cölomdaches unter sich erzeugt.

Aus diesem Verhalten geht hervor, dass der vor dem Glomerulargefäß gelegene solide Mesodermzipfel hier nicht bloss einer durch das vorsprossende Gefäß bedingten Faltenbildung seine Entstehung verdankt. Das Gleiche lässt sich auch für die ersten Anlagen der übrigen Glomeruli feststellen. So stellt der vor dem zweiten Quergefäß gelegene solide Anteil des zweiten Glomerulus (Fig. 4), da er in vier aufeinander folgenden Querschnitten getroffen wird, nicht etwa bloss den vorderen Anschnitt der weiter hinten (Fig. 6) folgenden Gefäßfalte dar, sondern einen vor ihr gelegenen Zellenwulst, welcher die dünnwandigere Falte kranial fortsetzt. Kaudal endet der erste Glomerulus ebenso wie der zweite, was aus dem zwischen den beiden Glomeruli durch die Mitte des zweiten Nephrotoms geführten Querschnitt der Fig. 3 zu ersehen ist. Die zwei kranialen Glomeruli sind also vollständig voneinander getrennt, ebenso wie der zweite vom dritten (vergl. Fig. 7).

Wenden wir uns nun dem dritten Glomerulus zu. Der Schnitt der Fig. 7, bis zu welchem wir unsere Serie verfolgt hatten, ging durch die Höhle des dritten Nephrotoms. Zwei Schnitte weiter hinten, im Anschnitt der hinteren Wand dieses Urwirbelstiels, tritt ein neuer Mesodermzipfel zutage. Auf dem dritten Schnitt (Fig. 8) ist er voll getroffen und stellt nun einen Glomerulus dar, der länger ist als die bisherigen und bis zu der Stelle herabreicht, wo die Leibeshöhlenwände gegeneinander vorragen und den dorsalen Abschnitt der Peritonealhöhle einengen. An der Spitze dieses Glomerulus finden sich einige Zellen mit intensiv gefärbten Kernen, ein Verhalten, das auch bei den längeren Glomerulis anderer Embryonen häufig auffiel. Wenn schon in Fig. 8 der Glomerulus Faltenbau erkennen lässt, so ist das noch viel deutlicher auf dem nächsten, zwischen Nephrotom 3

und 4 hindurchgehenden Schnitt der Fall (Fig. 9). Dieser stellt eine Wiederholung von dem der Fig. 6 des zweiten Glomerulus dar, nur dass die Glomerulararterie tiefer in die längere Mesodermfalte vordringt und rein nach abwärts gerichtet ist, ohne sich seitlich gegen die Stelle der späteren Vena cardinalis auszubuchten. Das Verhalten nähert sich dem der Fig. 18 eines älteren Embryos, doch ist die Falte beim letzteren Objekt noch breiter geworden.

Vierter Glomerulus. Beim vierten Nephrotom quillt schon aus der Urwirbelhöhle die in den Fig. 1 und 4 für die zwei ersten Glomeruli abgebildete Zellenmasse ventral vor. Auf einem weiter hinten geführten Schnitt (Fig. 10), der die kaudale Nephrotomwand trifft, füllt sie als starker Wulst den oberen verengten Abschnitt der Peritonealhöhle fast vollständig aus und schiebt sich in die Cölommündung der hier schon mächtigen Vorniere hinein, dieselbe vollständig verstopfend. Seitlich verbindet sie sich mit der lateralen Lippe dieses Ostiums.

Auf dem nächsten Schnitt, der die hintere Nephrotomwand noch streift, dringt das vierte Glomerulargefäß ziemlich tief in die Zellmasse ein, buchtet aber die dorsale Leibeshöhlenwand nur als niedrige Falte wenig vor. Es folgt nun der Schnitt der Fig. 11, der zwischen dem vierten und fünften Nephrotom durchgeht. Die vor der Arterie gelegene Zellenmasse ist jetzt verschwunden, an ihrer Stelle liegt das voll getroffene Gefäß, die stärkste von allen bisherigen Glomerulararterien. Sie reicht bis zur Decke der Peritonealhöhle nach abwärts, buchtet aber diese im Gegensatz zu den vorhergehenden Arterien nicht im geringsten vor, so dass der Glomerulus als ventraler Vorsprung oder Falte hier sein Ende hat.

Die Ursache dieses Verhaltens ist folgende. Während bisher die Vorniere nicht durch gesonderte Trichter, sondern als fast einheitliche, d. h. nur zwischen dem dritten und vierten Nephrotom geschlossene Rinne sich in die Peritonealhöhle eröffnet hatte, schnürt sie sich jetzt im Bereich ihres vierten Divertikels (Segmentes) zum erstenmal von der Leibeshöhlenwand ab, mit der sie in der Figur nur mehr durch einen schmalen soliden Stiel in Verbindung steht. Unterhalb der abgetrennten Vorniere biegt die parietale Leibeshöhlenwand in horizontaler Richtung zur visceralen um. Das so gebildete Cölomdach liegt ventral von der Vorniere abgerückt, also unterhalb der Stelle, wo weiter vorn die Peritoneal-

öffnung der Vorniere sich befand. Daher ruft die Glomerulararterie trotz ihrer ziemlich beträchtlichen dorso-ventralen Ausdehnung keine Vorbuchtung dieses Leibeshöhlendaches hervor. Stellt man sich vor, dass in der Figur die Vorniere sich in der bisherigen Weise nach unten in die Leibeshöhle eröffne, so erhält man die frühere, das Gefäß umfassende Falte, wie in Fig. 6 und 9. Das mediale Faltenblatt ist überdies in der Abbildung im Anschnitt noch zu sehen, während an Stelle des lateralen nur der dünne Verbindungsstiel der abgeschnürten Vorniere vorliegt.

Die fünfte Glomerulararterie. Der Schnitt der Fig. 12 trifft die Höhle des fünften Nephrotoms im vorderen Anschnitt und zeigt eine neue Peritonealöffnung der Vorniere (O). Von ihr läuft ein spaltförmiges Lumen in das fünfte Vornieren-divertikel empor. Erst auf dem folgenden Schnitt eröffnet es sich in den darüber gelegenen dorsalen Abschnitt der Vorniere, den Sammelgang. Die Mündung des Peritonealtrichters ist hier und auf dem vorhergehenden Schnitt verlegt durch einige kleine, zum Teil intensiv gefärbte Zellen, offenbar eine Andeutung eines fünften Glomerulus (Gl. 5). Zwei Schnitte kaudal von Fig. 12, noch im Bereich ihres fünften Segmentes, schnürt sich die Vorniere zum zweitenmal von ihrer Unterlage ab. Obwohl daselbst die hintere Wand des Nephrotoms getroffen ist, tritt kein Glomerulus auf. Hingegen erscheint auf dem vierten Schnitt, der zwischen dem fünften und sechsten Nephrotom hindurchläuft, eine fünfte Glomerulararterie, ein Gefäß von der gleichen Richtung und Stärke, wie die in Fig. 11 abgebildete vierte Arterie. Sie buchtet das Leibeshöhlendach nur ganz unmerklich vor, so dass man auch hier von einer Glomerulusfalte kaum reden kann.

Am kranialen Anschnitt des sechsten Nephrotoms tritt die Vorniere wieder in Verbindung mit der Cölomwand. Die letztere ist unterhalb dieser Stelle leicht eingebuchtet und nimmt so einen Anlauf zur Bildung eines Trichters für das sechste Vornierendivertikel, das hier schon beginnt, da es schräg nach vorn gerichtet ist. Der Zellenstrang aber, welcher von dieser Stelle der Leibeshöhlenwand zur Vorniere sich erhebt, ist so dünn, dass es fraglich erscheint, ob er sich zu einem Trichter, wie bei den vorhergehenden Segmenten, ausbilden wird. Es ist vielmehr wahrscheinlich, dass er schon in Abschnürung, also in Rückbildung begriffen ist, denn auf dem folgenden Schnitt erscheint er ganz

vom Cölomepithel abgetrennt, um sich danach nochmals für einen Schnitt schmal mit ihm zu verbinden.¹⁾

Entsprechend der Mitte des sechsten Nephrotoms schnürt sich das sechste Vornierensegment endgiltig von der Unterlage ab. Bei der Mehrzahl der Torpedoembryonen wäre damit das

¹⁾ Ich halte auf Grund erneuter Untersuchungen an meiner früheren (1888) Behauptung fest, dass bei *Torpedo* ein kranialer Abschnitt der Vornierenanlage sich in eine kontinuierliche, in das Cölom sich eröffnende Rinne umwandelt, die in kranio-kaudaler Richtung allmählich verstreicht. Ebenso habe ich meine damalige Angabe wieder bestätigt gefunden, dass am kaudalen Ende der Vorniere eine Abschnürung derselben von der Leibeshöhle stattfindet. Im Gegensatz hierzu bildet nach van Wijhe (1889) und Rabl (1896) die Squalidenvorniere ebensovielen Ostien als Vornierensegmente vorhanden sind, nämlich bei *Pristiurus* nach Rabl vier. Diese getrennten Cölommündungen verschmelzen sodann nach beiden Autoren, indem sie sich näher rücken, nach und nach zu einer einzigen, dem definitiven Ostium. Der Gegensatz zwischen unseren beiderseitigen Auffassungen ist nicht ganz so tiefgreifend, wie er auf den ersten Anblick erscheint. Wenn anfänglich solide Vornierensegmente beim Hohlwerden eine einheitliche Rinne bilden, so ist das im Prinzip der gleiche Vorgang, wie die Verschmelzung der Ostien, es bleibt nur der Unterschied, dass die Zwischenstufe getrennt offener Cölommündungen übersprungen wird und dass die Vornierenrinne mit Ausnahme ihres hinteren, ein Ostium bildenden, Endes verstreicht, also verlorengeht. Die Richtigkeit der Befunde bei *Pristiurus* vorausgesetzt, welche anzuzweifeln ich keinen Grund habe, würde sich das Verhalten von *Torpedo* einfach aus dem Umstande erklären, dass seine um zwei Segmente längere Vorniere in ihrem kranialen Abschnitt entschieden rudimentärer ist als die des genannten Squaliden.

Was den Abschnürungsprozess des kaudalen Abschnittes anlangt, so gibt Rabl selbst für *Pristiurus* zu, dass „sich zuweilen einzelne Ostien schliessen und verschwinden, ohne mit anderen zu verschmelzen“.

Nun kommen bei *Torpedo* zwischen der kranialen Rinne und dem sich abschnürenden Kaudalende der Vorniere ebenfalls einige getrennte Ostien — ich gab ihre Zahl früher auf drei an — zur Ausbildung. Ob diese nach van Wijhe und Rabl zum definitiven Ostium verschmelzen, oder ob sie durch das Fortschreiten der beiden Rückbildungsprozesse bis auf das einzige bleibende Ostium noch verloren gehen, wie ich früher annahm, möchte ich jetzt, nachdem ich mehr Embryonen der einschlägigen späteren Stadien untersuchen konnte, nicht mehr entscheiden. Der Vorgang ist schwierig zu verfolgen und erfordert eine ganz lückenlose Entwicklungsserie, die mir nicht zur Verfügung steht. Ich kann aus dem gleichen Grunde aber auch nicht anerkennen, dass Rabl an seinen sonst sehr instruktiven Plattenmodellen den Nachweis für die Verschmelzung der Ostien erbracht hat. Er hat keine Entwicklungsphase dargestellt, aus der man eine bevorstehende, geschweige denn eine sich vollziehende Ostienvereinigung ersieht.

hintere Ende der Vorniere erreicht. Bei unserem Objekt aber vereinigt sie sich nochmals, und zwar im Bereich der vorderen Hälfte des siebenten Nephrotoms, mit der Cölonwand. Der verbindende sehr kurze und schmale Stiel zeigt sogar geordnetere Zellverhältnisse als der des sechsten Segments, so dass man meinen könnte, es bereite sich in ihm ein Kanallumen vor. Auch die trichterförmige Einsenkung des Peritoneums unter ihm ist deutlicher, als beim vorigen Segment. Nach der schmalen Beschaffenheit seines soliden Stiels zu urteilen, dürfte sich auch der Trichter dieses überzähligen Segments zurückbilden.

Hinter dem sechsten und siebenten Nephrotom ist kein Quergefäß mehr vorhanden. Es bestehen also auf der linken Seite nur fünf Glomerulararterien bei sieben Vornierensegmenten.

Als notwendige Ergänzung für die Querschnitte dient eine Serie horizontaler Längsschnitte des gleichaltrigen Embryo Torp. 64. Mit einem dieser Schnitte (Fig. 13) wurde oben die Beschreibung der Vorniere eingeführt. Dem dort Gesagten ist hier hinzuzufügen, dass zwischen den sechs Nephrotomen der Figur fünf Vornierengefäße (Q 1 bis Q 5), also die gleiche Zahl wie bei dem quergeschnittenen Torp. 52, durchtreten. Die drei hinteren sind rein quer getroffen, da sie ja fast ventral verlaufen, die beiden vorderen sind etwas schräg geschnitten, was ebenfalls mit ihrer an den Querschnitten konstatierten Richtung stimmt. Sie buchten die angrenzende Nephrotomwand gegen das Urwirbel-lumen vor. In ihrer Umgebung sind nur vereinzelte kleinere Zellen zu sehen.

Auf dem ventral sich anschliessenden Schnitt der Fig. 14 sind die Gefäße nicht mehr getroffen, sondern an ihrer Stelle die ventral von ihnen gelegenen Teile der Glomeruli. Besonders kräftig entwickelt ist auch bei dieser Serie wieder der vierte Glomerulus (Gl 4). Er besteht in Fig. 14, wo wir uns noch im segmentierten Mesoderm befinden, in einer Vorbuchtung der hinteren Wand des vierten Nephrotoms, die nach vorn zu tief in dessen Hohlraum vorspringt. Den Inhalt der Falte bildet eine Gruppe kleinerer runder Kerne, die von dem Zwischenraum zwischen den zwei Nephrotomen ausgeht. Es ist dies das gleiche Material, das auch an dem Querschnittsbild die Glomerulusfalte, soweit sie nicht vom Gefäß eingenommen wird, ausfüllt. Das Vorkommen mehrfacher Mitosen in ihr zeigt

an, dass sie in Wucherung begriffen ist. Das sie überziehende Zylinderepithel der hinteren Nephrotomwand wird dadurch aus der Reihe gebracht und auf der Höhe der Falte sogar gesprengt.

Zwischen drittem und viertem Nephrotom, also an der Stelle der dritten Glomerulararterie, ist die gleiche Erscheinung, aber in schwächerem Grade, zu beobachten. Ein Häufchen runder kleiner Zellen (Gl 3) buchtet die Vorderwand des vierten Nephrotoms nach hinten, und die Hinterwand des dritten nach vorn in die Urwirbelhöhle vor. Die Zellenordnung der Nephrotomwände ist aber hier weniger gestört. Nur in der Hinterwand des dritten Segments sind keilförmige Elemente zwischen die Zylinderzellen eingeschoben. An sie schliessen sich einige frei in der Urwirbelhöhle gelegene Rundzellen an.

Um so auffallender tritt die Bildung wieder im Bereich des zweiten Glomerulus (Gl 2) zu Tage. Hier drängt sich eine kleinkernige mitosenhaltige Masse von dem Urwirbelinterstitium nach vorn in die Hinterwand des zweiten Nephrotoms keilförmig vor, deren Zylinderzellenreihe auseinander treibend. Ein den Keil fortsetzender Zellenstrang durchsetzt die Höhle des zweiten Nephrotoms bis zu dessen Vorderwand, in die er noch einzudringen scheint. Im Bereich des kleinen ersten Glomerulus (Gl 1) ist nur eine spärliche Zellengruppe zwischen den Nephrotomen zu finden, die keine deutliche Einbuchtung der Nephrotomwände hervorruft.

Der ventral folgende Schnitt der Fig. 15 trifft die einheitliche Leibeshöhle und in ihr die unteren Enden der Glomeruli, von denen nur der erste und zweite in der Figur dargestellt sind. Der erste (Gl 1) liegt dicht an derjenigen Stelle der Splanchnopleura, bei welcher der Umschlag der ersten Nephrotomwand in die zweite stattfindet. Er ist mit der letzteren nicht verbunden, seine längliche Zellengruppe ragt somit frei in die Peritonealhöhle hinab.

Der zweite Glomerulus (Gl 2), der die nämliche Lage an der Grenze der zweiten und dritten Nephrotomwand einnimmt, ist etwas stärker. Das quer durchschnittenen Gebilde stellt einen von niedrigen, epithelartig aneinander geschlossenen Zylinderzellen geformten Kranz dar, der ein helles körniges Zentrum enthält. Die gleiche auffallende Beschaffenheit fand ich an dem auf dem Querschnitt mehr rundlichen Glomerulus der horizontalen Längs-

schnittsserie eines anderen nur wenig älteren *Torpedo*embryos. Nur sind hier in das Zentrum des Zellenringes einige kleine runde Kerne eingelagert.

An dieses Verhalten wurde ich lebhaft erinnert, als ich später die Beschreibung Hans Rabls (1904, S. 314) von der histologischen Beschaffenheit des Vornierenglomerulus von *Salamandra* las. Mit fast den nämlichen Worten wird hier eine Anordnung geschildert, die für den Salamanderglomerulus konstant ist. Bei einem Teil der Salamanderlarven umschliesst der Zellenkranz ein Lumen, das ich bei *Torpedo* nicht fand, bei anderen (l. c. Fig. 31) dagegen ein paar runde Kerne, wodurch genau das gleiche Bild zustande kommt wie bei meinem zweiten *Torpedo*embryo.

Entsprechende Bildungen hat schon Wiedersheim (1890) im Glomus der Vorniere vom Krokodil beschrieben (l. c. S. 423). Die Capillarräume werden hier „von einem Kranz rundlicher Zellen“ mit „grossen Kernen“ umschlossen. Wie aus den Figuren l. c. 4—6 ersichtlich, zeichnen sich diese Kerne durch ihre intensive Färbbarkeit in Karmin aus. Auch für den Vornierenglomerulus eines menschlichen Embryos bildet Tandler (1905, Fig. 1) eine ähnliche Struktur ab.

Diese Untersuchung der horizontalen Längsschnitte lehrt erstens, dass die Glomeruli nicht bloss in die Peritonealhöhle ventral vorragende Ausstülpungen des zwischen den Nephrotommündungen gelegenen Streifens des Leibeshöhlendaches sind, sondern dass bei ihrer Bildung auch das dorsal sich anschliessende segmentierte Mesoderm, die Nephrotome beteiligt sind. Kleinere Rundzellen, welche das blinde Ende der Glomerulararterie nach abwärts fortsetzend zwischen den Nephrotomen liegen, drängen sich in deren Wände, besonders die hintere des nächst vorderen Nephrotoms, ein und buchten sie zugleich mehr oder minder stark in die Nephrotomhöhle vor. So verhält sich der dorsale Teil der Glomeruli, während ihr ventrales Ende in die unsegmentierte Peritonealhöhle hinabragt.

Diese Beteiligung der Nephrotome am Aufbau der Glomeruli ist an Querschnitten zwar ebenfalls zu erkennen, wie aus der Beschreibung des letzteren hervorging, aber die kleinzellige Glomerulusmasse lässt sich von den flachen Anschnitten der zylindrischen Nephrotomwandzellen schwer unterscheiden und nicht scharf abgrenzen.

Zweitens bestätigen die Horizontalschnitte die schon oben (S. 393) vertretene Ansicht, dass die Glomeruli nicht bloß passiv durch eine von den Aortenästen (Glomerulararterien) ausgehende Ausstülpung der Leibeshöhlenwand zustande kommen. Es nimmt vielmehr an ihrer Bildung eine aktive Wucherung des diese Gefässanlagen umgebenden Mesenchyms teil.

An einer nur wenig älteren Horizontalschnittserie als der abgebildeten (41 Rumpfsomiten) waren in den Interstitien der Nephrotome mit Ausnahme des zweiten die unterhalb der Gefässe gelegenen Zellen fast ganz geschwunden, ebenso wie das in die Nephrotomwände eingedrungene kleinzellige Material. Es scheint also, dass hier die Zellenwucherung sehr bald zur Ruhe kommt. Aber weiter ventral in den Nephrotommündungen und in der Peritonealhöhle waren die Zellenhäufchen der Glomeruli erhalten wie in Fig. 15.

Die Glomeruli der Torpedovorniere unterliegen als rudimentäre Organanlagen einer nicht unbeträchtlichen individuellen Variabilität. Es soll daher noch kurz angegeben werden, wie sich die übrigen untersuchten Torpedoembryonen zu dem vorstehend beschriebenen verhalten. Es kamen noch zur Beobachtung:

1. Drei weitere Embryonen mit eröffneter zweiter und dritter Visceraltasche, darunter der Schwesterembryo (Torp. 54) der beiden schon geschilderten Objekte.

2. Zwei Embryonen mit eröffneter erster bis dritter Visceraltasche.

3. Zwei Embryonen mit eröffneter erster bis vierter Visceraltasche.

Bei den Embryonen der Gruppen 1—3 sind fünf Visceraltaschen angelegt. Die Zahl der Rumpfsomiten bewegt sich zwischen 39 und 44.

Hierzu kommen noch:

4. Sechs Embryonen, bei denen die sechste Visceraltasche angelegt ist, davon drei mit eröffneter erster bis vierter, drei mit eröffneter erster bis fünfter Visceraltasche. Bei den ersten wurden bis zu 49 Rumpfsomiten gezählt, bei den letzteren am aufgehellten Embryo 60—61 Urvirbel, was auf eine Zahl von 56—58 Rumpfsomiten schliessen lässt.

Über die Glomerulararterien und Glomeruli dieser Embryonen lässt sich folgendes sagen:

Die Zahl der linksseitigen Vornierenquergefäße betrug bei den drei Embryonen der ersten Gruppe einmal sechs, einmal fünf und einmal vier. Rechnet man dazu die zwei gleichaltrigen Embryonen, welche unserer Beschreibung zugrunde gelegt wurden, mit je fünf Quergefäßen, so ergibt sich für diese fünf jüngsten Embryonen dreimal die Zahl fünf. Bei der zweiten Gruppe schon etwas älterer Embryonen fanden sich einmal fünf und einmal nur zwei Quergefäße. In der dritten Gruppe waren bei einem Embryo zwei Gefäße deutlich erhalten, bei einem anderen zwei in Rückbildung begriffen und bei dem dritten sämtliche linke Gefäße rückgebildet. Im Stadium von sechs Visceraltaschen waren bei den jüngeren Embryonen die linken Quergefäße in verschiedenem Grade der Rückbildung begriffen, bei den älteren waren sie verschwunden.

Hieraus geht hervor, dass die Zahl der linken Glomerulararterien im Höhestadium ihrer Entwicklung, nämlich bei den jüngeren Embryonen der Stadien von fünf Visceraltaschen, meist fünf beträgt, dass aber auch sechs vorkommen und weniger als fünf. Ferner, dass sie bald darauf gleichzeitig mit der Reduktion der Vorniere sich ebenfalls zurückbilden. Sie gehen unter Auflösung ihrer Wand zugrunde. Zeitlich erfolgt die Rückbildung nicht ganz gleichmässig, entweder noch vor dem Erscheinen der sechsten Kiementasche oder erst danach.

Waren fünf Glomerulargefäße vorhanden, so lagen sie hinter den fünf vorderen Nephrotomen, so dass das sechste Nephrotom und, wenn vorhanden, auch das siebente, leer ausgingen. War ihre Zahl geringer als fünf, so fehlten entweder die vorderen oder die hinteren, die mittleren waren erhalten. Nur in einem Fall waren bloss das erste und dritte angelegt.

In ihrem Kaliber unterscheiden sich die aufeinanderfolgenden Gefäße im Gegensatz zu den rechtsseitigen (s. unten) verhältnismässig wenig. Das vorderste, manchmal die beiden vorderen, waren enger als die folgenden. Auffallender sind ihre Längendifferenzen. Man kann angeben, dass im allgemeinen das vorderste oder die zwei vorderen und das letzte in ihrer Ausbildung hinter den mittleren zurückbleiben. Da ein sechstes Gefäß meist gar nicht angelegt wird, so korrespondiert der Entwicklungsgrad der linken Gefäße mit dem der Vorniere, deren vordere und hinterste Segmente rudimentär sind. Dass zwischen

den rechten Gefässen und der Vorniere eine solche Korrelation besteht, habe ich früher (1888) dargetan. Auf der linken Seite geht die Übereinstimmung noch weiter als rechts, weil links das dritte Gefäß und besonders auch das vierte, öfters auch noch das fünfte die stärksten sind, während rechts neben dem dritten meist noch das zweite sich mächtiger ausdehnt.

In bezug auf die Unterschiede in der Verlaufsrichtung der Quergefässe stimmen die übrigen Embryonen mit den beiden beschriebenen überein, d. h. das erste und auch noch das zweite Gefäß buchten sich im Gegensatz zu den folgenden mehr lateral als ventral aus.

Was die Glomeruli dieser sämtlichen Embryonen anlangt, so bleibt ihre Zahl gewöhnlich um ein oder auch um zwei Stück hinter derjenigen der Quergefässe zurück. Sie beträgt also bei der Mehrzahl der jüngeren Embryonen mit fünf Visceraltaschen drei bis vier. In diesem Fall fehlt dann meist der Glomerulus des fünften Quergefässes, der aber durch eine kleinere Zellen-Gruppe angelegt sein kann. Oder es fehlt der Glomerulus des ersten Quergefässes, der, wenn vorhanden, immer schwächer als der des zweiten bis vierten ist. Umgekehrt kann aber der vorderste Glomerulus auch vorhanden sein bei fehlendem ersten Quergefäß, woraus wiederum (S. 393) hervorgeht, dass er nicht in Abhängigkeit von seinem Gefäß entsteht.

Wiederholt liess sich ein Zusammenhang mehrerer aufeinanderfolgender Glomeruli und zwar kaudaler verfolgen. Bei dem oben beschriebenen Torpedoembryo Nr. 52 waren nur die drei kranialen Glomeruli vollständig voneinander getrennt. Zwischen dem dritten und vierten dagegen war eine Verbindung durch eine aus der vierten Nephrotomhöhle zur medialen Lippe des Vornierenostiums sich hinziehende Zellengruppe hergestellt. Die Möglichkeit zu einer Verschmelzung der Glomeruli ist ja in der Entwicklung von vornherein dadurch gegeben, dass die Vor-buchtung der einen Nephrotomwand in die Nephrotomhöhle hinein sich bis zur gegenüberliegenden Wand erstreckt. Es ist das ein Vorgang, der bei weiterem Fortschreiten eine totale Verschmelzung zu einem einzigen Glomerulus herbeiführen würde, wie ein solcher bei anderen Wirbeltieren, z. B. Urodelen und Anuren, tatsächlich vorhanden ist.

Bei Torpedo kommt eine so weitgehende Verschmelzung

nicht vor, schon deshalb nicht, weil die Anlage, statt weiter zu wuchern, sich alsbald wieder rückbildet.

Die Rückbildung der linken Glomeruli erfolgt gleichzeitig mit derjenigen ihrer Gefäße, von welcher oben schon berichtet wurde, dass sie mit einer Verbreiterung der Gefäßfalte (Fig. 18) unter Reduktion des soliden Zellenwulstes einsetzt. Unter weiterer Abflachung verstreicht die Falte allmählich.

Bei einem der ältesten Embryonen des Stadiums von fünf Kiementaschen waren die Glomeruli bis auf zweifelhafte Reste verschwunden, ebenso wie die Quergefäße, die aber zum Teil in aufgelöstem Zustand sich noch erkennen liessen. Andererseits fanden sich noch bei den jüngeren Embryonen des Stadiums von sechs Visceraltaschen (sechste Tasche unfertig) die beiderlei Bildungen vor. Später, wenn die sechste Tasche vollständig ausgebildet ist und die fünf ersten eröffnet sind, findet man nichts mehr von linksseitigen Glomerulis und Glomerulargefäßen.

Ich möchte die Beschreibung nicht abschliessen, ohne einer eigentümlichen Bildung zu gedenken, die sich nur bei einem Teil der Embryonen an einzelnen ihrer linken Glomeruli fand. Bei Betrachtung der Fig. 15 fällt es auf, dass schräg gegenüber dem ersten und zweiten Glomerulus eine Zellengruppe (S) liegt, die der parietalen Leibeshöhlenwand dicht angeschmiegt ist. Die gleiche Anordnung traf ich bei einer zweiten nur wenig älteren Horizontalschnittserie, nur liegen die Zellenhäufchen hier schräg vor dem dritten und schräg hinter einem ganz schwach entwickelten fünften Glomerulus. Sie stehen in diesem Falle mit der Somatopleura in inniger Verbindung, heben sich aber von diesem Blatt durch ihr sehr dichtes Gefüge und ihre intensive Färbbarkeit ab. Das letztere Verhalten traf ich übrigens wiederholt auch am Ventralende der Glomeruli selbst. Dieses Ende des Glomerulus nähert sich nun stark der fraglichen Zellengruppe (vgl. Gl 2 in Fig. 15), einmal stand es sogar mit ihr in Zusammenhang.

Auch auf Querschnitten der untersuchten Embryonen habe ich dieses Verhalten wiederholt gefunden. So entsendet z. B. die intensiv gefärbte Spitze des Glomerulus der Fig. 8 auf dem vorhergehenden, nicht abgebildeten, Schnitt lateral einen Zellenstrang, der sich durch kurze Fäden mit der fraglichen Zellengruppe an der Somatopleura in Verbindung setzt. Die letzteren Zellen liegen, wie aus Querschnitten zu ersehen ist, genau an jener medial

vorspringenden Ecke des Parietalblattes, durch welche der obere glomerulushaltige Abschnitt des Cöloms von der übrigen Leibeshöhle sich absetzt.

Auch für diese Bildung fand ich nachträglich beim Studium der Literatur ein Analogon in der sorgfältigen Beschreibung, die Hans Rabl (1904) vom Glomerulus der Salamanderlarve gibt. Er schreibt S. 315: „eine weitere Eigentümlichkeit des Vornieren-Glomerulus besteht darin, dass derselbe nicht bloss an einer Seite der Vornierenkammer aufgehängt, sondern auch entlang einer kurzen Strecke an ihrer lateralen Wand befestigt ist. Auch bei *Amphiuma* (Field) wurde eine Verlötung des Glomerulus mit der Somatopleura gefunden und, um noch ein Beispiel zu nennen, bei der Schildkröte *Chrysemis* von Burlend (1913).

Weiteren Aufschluss über diese mir anfangs ganz unverständliche Anordnung bei *Torpedo* gab mir ein Schnitt (Fig. 17) durch einen etwas älteren Embryo aus der Gruppe 3, bei welchem nur zwei kleine, offenbar schon in Rückbildung begriffene Glomeruli vorhanden sind. Hier ragt an der gleichen Stelle der Somatopleura die fragliche Zellengruppe (S) vor, aber auch gegenüber von ihr springt, ebenfalls von der Einknickungsstelle der Splanchnopleura, ein zweiter Zellenfortsatz in die Leibeshöhle vor. Er ist kräftiger als der parietale und steht in so inniger Verbindung mit diesem Blatt, dass er als Bestandteil von ihm erscheint. Auf dem vorhergehenden Schnitt (Fig. 16) stehen die beiden hier im Anschnitt getroffenen Vorsprünge miteinander in Verbindung (S). Und merkwürdigerweise hängt mit dieser Vereinigungsstelle wieder die angeschnittene Spitze des Glomerulus (Gl) zusammen.

Diese Anordnung, durch welche der dorsale, die Vornierenmündung und den Glomerulus aufnehmende, Abschnitt der Leibeshöhle (Vk) von dem übrigen Cölom abgetrennt wird, entspricht offenbar der Anlage einer äusseren Vornierenkammer. Das Eigenartige der Bildung würde nur darin bestehen, dass das untere Ende des Glomerulus an ihr beteiligt ist, insofern es mit dem die Vornierenkammer abtrennenden Horizontalseptum zusammenhängt. Dies letztere Verhalten, so auffallend es erscheint, steht aber ebenfalls nicht isoliert da, wie die oben angeführten Beobachtungen bei Amphibien zeigen. Hans Rabl deutet die Möglichkeit an, dass die Brücke zwischen Glomerulus und der Vornierenkammerwand bei *Salamandra* das Rudiment einer Kammer-

scheidewand darstellt, lässt aber die Frage offen, da er ein bis zur Splanchnopleura durchlaufendes Septum nicht gesehen hat. Bei Torpedo handelt es sich nun freilich nicht um ein die Kammer durchsetzendes Septum, sondern um den ventralen Abschluss derselben, also einen Vornierenkammerboden.

Dass auch die häufiger vorkommenden der Somatopleura anliegenden Zellengruppen (Fig. 15) in dem gleichen Sinn, d. h. als schwächere Rudimente eines Vornierenkammerbodens zu deuten sind, ist mir sehr wahrscheinlich. Ihr Vorkommen gerade an diesem Isthmus der Leibeshöhle ist jedenfalls sehr auffallend und eine andere Deutung wüsste ich für sie nicht zu geben.

Die Tatsache also, dass es bei Torpedo in vereinzelten Fällen wie in Fig. 16 und 17 zur vollständigen ventralen Abgrenzung einer äusseren Vornierenkammer im Bereich eines Glomerulus kommt, steht ausser Zweifel, und dass mehr oder minder ausgesprochene Rudimente einer solchen Bildung häufiger vorkommen, darf ebenfalls angenommen werden. Ja, ich möchte noch weiter gehen und die konstant auftretende Einbiegung, insbesondere die starke Einknickung der Somatopleura in das Cölom in dem Sinn deuten, dass sie die Einleitung zur Abkapselung einer Vornierenkammer darstellt. Denn erstens liegt die Stelle, wo dies geschieht, genau da, wo in Ausnahmefällen ein wirklicher Kammerboden sich bildet und zweitens kommt die Erscheinung nur in der Vornierengegend vor. Sowohl vor wie hinter der Pronephros-region verengt sich die Leibeshöhle nach aufwärts gegen die Urwirbelmündungen gleichmässig, ohne dass durch eine Isthmusbildung ein oberes, wieder etwas sich erweiterndes Stück, eben eine Vornierenkammer, abgegrenzt wird. Das parietale Blatt zeigt dabei sogar umgekehrt eine gegen das Ektoderm zu gerichtete flache Abbiegung.

Wenn somit anzunehmen ist, dass die mit einer wohl ausgebildeten Vorniere versehenen Vorfahren der Selachier eine Vornierenkammer besessen haben, so muss es doch offen bleiben, ob eine solche der äusseren Vornierenkammer der heutigen Amphibien vergleichbar ist oder, was nach den obigen Befunden vielleicht wahrscheinlicher ist, nur einem dorsalen bis zur Verlötungsstelle des Glomerulus hinabreichenden Abschnitt derselben.

Auch vom vererbungstheoretischen Standpunkt sind die hier mitgeteilten Beobachtungen nicht ohne Interesse, insofern sie zeigen, dass in einer so rudimentären Organanlage, wie der Vorniere der Selachier, die es nicht mehr über die ersten, primitivsten Entwicklungszustände hinausbringt, doch bei einzelnen Individuen ziemlich spezialisierte Formgestaltungen zähe festgehalten werden, wie z. B. in der histologischen Struktur der Glomeruli, ihrer sekundären Verlötung mit der Leibeshöhlenwand und der Anlage eines Vornierenkammerbodens. Wie die Glomeruli als Ganzes, so sind auch diese ihre speziellen Eigenschaften in ihren verschiedenen Abstufungen einer weitgehenden individuellen Variabilität unterworfen.

2. Selachierliteratur.

Die wenigen Beobachtungen, die ausser meinen eigenen früheren Angaben (1888) über die Glomeruli der Selachiervorniere gemacht worden sind, beziehen sich auf Squaliden. Sie betreffen, soweit sie überhaupt brauchbar sind, nur die linke Vorniere und sollen daher an dieser Stelle besprochen werden.

In seiner Arbeit vom Jahre 1889 beschreibt van Wijhe für „Haifischembryonen“ (Pristiuren) mit „70—100 Myotomen“ ein Gebilde, das er, wenn auch mit einiger Reserve, als einen „Glomus“ deutet und mit den von mir bei *Torpedo* gefundenen Glomerulis vergleicht. Wie aus der Beschreibung (l. c. S. 480) und den Figuren (l. c. Fig. 6 c—f) hervorgeht, handelt es sich dabei auf der linken Seite um einen Zellenstrang, der dicht an einem Vornierenostium entlang zieht, indem er dessen dorsale Lippe mit der ventralen verbindet. Diese Bildung von *Pristiurus* ist den oben geschilderten linken Glomerulusfalten von *Torpedo* nicht gleichwertig, wohl aber scheint sie jenen Zellengruppen zu entsprechen, die oft bei dem letztgenannten Objekt als ventrale Teile der glomerularen Zellenwucherung sich an den Peritonealmündungen der Vorniere vorbeischieben, um an der Somatopleura unterhalb der ventralen Lippe des Ostiums zu enden (vgl. meine Fig. 10 und 12). Solche Zellengruppen können bei *Torpedo* auch selbständig auftreten als einzige Andeutung eines stark rudimentären Glomerulus (s. S. 395).

Van Wijhe gibt nun an, dass sich in diese Stränge sowohl ein Ast der Aorta wie der Kardinalvene verfolgen lässt.

Das letztere wäre selbstverständlich eine sehr wichtige Beobachtung, doch muss ich C. Rabl (1896) beistimmen, wenn er auf Grund der beigegebenen Figuren diese Angaben für den linken Strang anzweifelt. Der rechtsseitige Strang stellt, wie Rabl mit Recht vermutet, etwas ganz anderes dar. Ich kann ihn, ebenso wie eine gleichwertige Bildung, die Rabl ebenfalls für die rechte Seite von *Pristiurus* beschrieben hat, erst später, in der folgenden Arbeit, besprechen, nachdem das Verhalten der Vena cardinalis zur Vorniere klargestellt ist.

Die einzige aus der Literatur mir bekannte Glomerulusbildung eines Squaliden, die mit denjenigen von Torpedo, wenigstens den schwächer ausgebildeten Anlagen bei diesem Objekt, übereinstimmt, wurde von C. Rabl für die linke Seite eines *Scyllium*-embryos dargestellt (l. c. S. 669). Wie die beigegebene Abbildung (l. c. Taf. XV, Fig. 6) zeigt, besteht dieselbe aus einer ventralen Falte der dorsalen Colomwand, in welche eine kleine Aortenbucht eintritt, „um sich unterhalb der medialen Lippe des ersten Vornierenostiums, wie es scheint, in die hintere Kardinalvene zu ergiessen“. Dieses letztere vom Autor mit Vorbehalt angegebene Gefässverhältnis wäre, wenn es sich bestätigt, sehr wertvoll. Es lägen hier das arterielle und venöse Gefäss eines Glomerulus nebeneinander vor, eine Anordnung, die ich an der linken Vorniere von Torpedo nicht angetroffen habe, weil hier die Rückbildung der arteriellen Gefässe schon einsetzt, wenn die Kardinalvene sich ausbildet. Rabl selbst wäre nicht abgeneigt, seinen Befund als eine rudimentäre Glomerulusanlage zu deuten, wenn er nicht zu isoliert dastünde.

Ich selbst habe keine Gelegenheit gehabt, die Squaliden auf Glomerulusbildungen ihrer Vorniere zu untersuchen, möchte aber auf Grund der angeführten Literaturangaben annehmen, dass diese Objekte, zum wenigsten der wiederholt und genau untersuchte *Pristiurus*, in bezug auf die Erhaltung dieser Rudimente entschieden hinter Torpedo zurückstehen, sonst wären meine neueren Befunde schon längst von anderer Seite beschrieben und die älteren nicht angezweifelt worden.

Um so auffallender ist es, dass trotzdem auch bei diesen Objekten die Abgrenzung einer Vornierenkammer, wenn auch wohl als Ausnahme, vorzukommen scheint. Ich möchte dies nach einer Beschreibung annehmen, die C. Rabl (l. c. S. 658)

von einer „Peritonealduplikatur“ gibt, die bei *Pristiurus* vom Mesenterium „nach aussen zieht, um sich derart mit der Somatopleura zu verbinden, dass dadurch eine nach vorn offene Nische der Leibeshöhle abgegrenzt wird“. Rabl versucht für diese Bildung keine Erklärung, wenn ich eine solche hier gegeben habe, so geschah dies selbstverständlich mit dem Vorbehalt, den mir die Unbekanntschaft mit dem betreffenden Präparat auferlegt.

3. Vergleichendes.

Die beschriebenen linksseitigen Glomeruli der Torpedovorniere ragen frei in den oberen Abschnitt der allgemeinen Leibeshöhle vor und sind deshalb als äussere Glomeruli anzusprechen. Solche besitzen unter den Wirbeltieren bekanntlich die *Petromyzonten*, *Dipnoer*, *Urodelen*, *Anuren* und die *Amnioten*. Auch bei den *Ganoiden* treten sie auf, allerdings spät und im Anschluss an die vorausgegangene Bildung innerer Glomeruli. An der rudimentären Vorniere von *Torpedo* kommen die Glomeruli nicht über eine frühe Entwicklungsstufe hinaus. wir können daher zum Vergleich nur solche Vertebratenformen heranziehen, bei welchen die ganz junge Anlage dieser Gebilde bekannt und genau beschrieben ist. Das ist nun vor allem bei *Petromyzon* der Fall. In der Tat weisen die Frühformen der Glomeruli bei diesem Objekt wie oben (S. 392) gezeigt wurde, eine weitgehende Übereinstimmung mit denjenigen von *Torpedo* auf.

Auch von den *Urodelen* und namentlich den *Anuren* ist die Entstehung des äusseren Glomerulus, des „Glomus“, von den ersten Anfängen an wiederholt dargestellt worden von Götte (1875), Fürbringer (1878), Field (1891) und Filatow (1904 und 1905). Aber aus diesen Beschreibungen ist ersichtlich, dass der Glomus der Amphibien in bezug auf sein topographisches Verhalten von den linksseitigen Glomeruli von *Torpedo* sich merklich unterscheidet. Er tritt als eine Falte der *Splanchnopleura* auf, die von der Darmwand, bzw. später von dem kurzen Mesenterium, gegenüber der Vornierenmündung ausgeht und sich lateral gegen die letztere vorbuchtet. Bei *Torpedo* dagegen und ebenso bei *Petromyzon* senkt sich die Falte vom Leibeshöhlendach dem Vornierenkanälchen entlang nach abwärts.

Unter den *Amnioten* sind es die Vögel, bei denen die Vornierenglomeruli noch am ehesten eine Beurteilung zulassen.

Die beste Abbildung eines solchen Gebildes hat meines Erachtens H. Rabl (1908, Fig. 81) von einem Kibitzembryo von 27 Urvirbeln gegeben. Der Glomerulus ist hier in seiner Verbindung mit einem Vornierenkanälchen und dessen Cölommündung dargestellt. Er springt als Falte der dorsalen Leibeshöhlenwand ventral in das Cölom vor und schliesst sich unmittelbar an die mediale Wand des Vornierenkanälchens bzw. dessen Ostium an, so dass das Zylinderepithel des letzteren sich direkt in seinen Peritonealüberzug fortsetzt. Die Anordnung stimmt mit derjenigen von Torpedo gut überein, abgesehen von dem nebensächlichen Umstand, dass der Glomerulus auf dem Querschnitt abgerundet und breiter erscheint. Das Gleiche lässt sich übrigens schon aus älteren Abbildungen, so z. B. denen von Mihalcovics (1885 Fig. 20 und 21 von einem 4 Tage alten Entenembryo) entnehmen.

Was die Reptilien anlangt, so sind bei Eidechsen und Schlangen Vornierenglomeruli in den älteren Arbeiten nicht beschrieben worden, ja ihr Vorhandensein wird von Braun und Mihalcovics direkt in Abrede gestellt. Die sorgfältige neuere Untersuchung über die Entstehung des Exkretionsapparates der Amnioten von Kerrens (1907) erstreckt sich auf so junge Stadien, dass aus der Nichterwähnung von Glomerulusbildungen bei *Lacerta* und *Tropidonotus* kein bestimmter Schluss zu ziehen ist.

Hingegen ist bei dem Krokodil und den Schildkröten von Wiedersheim (1890), Gregory (1900) und Burlend (1913) ein „Glomus“ der Vorniere beschrieben worden. Das jüngste Stadium, welches Wiedersheim von *Crocodylus biporcatus* darstellt (l. c. Fig. 1 α - γ), zeigt das Gebilde in schon etwas vorgerücktem Entwicklungsstand, doch gleicht es auf den Querschnitten den Glomeruli der Vogelembryonen. Es buchtet sich als rundlicher, stellenweise zweigeteilter Wulst in die Leibeshöhle vor, von deren dorsaler Wand zwischen der Abgangsstelle des Mesenteriums und den Vornierentrichtern, von den letzteren durch eine dorsale Cölombucht getrennt. Für seine Untersuchung der Schildkrötenembryonen stand Gregory ein reiches Material auch jüngerer Stadien zur Verfügung, so dass die Entwicklung des Glomus von Anfang an verfolgt werden konnte. Er entsteht hier bei *Platypeltis* als eine gefässhaltige Falte der dorsalen Peritonealwand unmittelbar neben den Vornierenostien (l. c. Fig. 40

und Fig. 41), wobei wie bei *Torpedo* und *Petromyzon* die mediale Wand des letzteren sich ventro-lateral in die Glomusfalte umschlägt. Die Komplikation, dass medial vom Glomus „Mesonephroskanälchen“ münden, deren mediale Trichterwand sich ihrerseits in der gleichen Weise in eine zweite von der Aorta gespeiste glomeruläre Colomfalte fortsetzt, muss hier unberücksichtigt bleiben, denn das Verhältnis zwischen Vornieren- und Urnierenglomeruli bedarf bei Reptilien noch der Klärung.

Bei den Säugetieren ist die Vorniere, wie bekannt, erheblich rudimentärer als bei den Sauropsiden, und dementsprechend sind Glomerularbildungen derselben bis jetzt nur bei wenig Objekten, am meisten noch bei menschlichen Embryonen, festgestellt worden. So von Janosik (1887), Tandler (1905), Elze (1907), Ingalls (1907) und Veit (1909). Der von Tandler (l. c. Fig. 2) abgebildete Glomerulus seines Embryo I lässt sich in seiner Frühform mit den *Torpedoglomeruli* vergleichen. Vielleicht noch weitgehender ist in rein struktureller Hinsicht (vergl. oben S. 399) die Übereinstimmung einiger Glomerulusquerschnitte von *Torpedo* und dem Zapfen, der auf der linken Seite des gleichen menschlichen Embryos von Tandler beschrieben wird (l. c. Fig. 1). Da der Zapfen von der Wand des Vornierenkanälchens ausgeht, müsste er allerdings einem inneren Glomerulus entsprechen, doch würde dies der Vergleichung keine allzu grosse Schwierigkeit in den Weg legen, wie aus der späteren Darlegung hervorgehen wird.

Bei 14 jungen menschlichen Embryonen hat O. Veit (1909) neunmal Vornierenrudimente gefunden, aber nur zweimal Bildungen, die „vielleicht“ als Rudimente äusserer Glomeruli zu deuten sind, so besonders einmal einen vaskularisierten Zellenzapfen, der in das Nephrotom „hereinhängt“. Bemerkenswert ist das von Veit beobachtete Vorkommen Malpighischer Körperchen im Bereich seiner Vornierenreste.

Für die übrigen Säugetiere sind, so viel mir bekannt, Vornierenglomeruli nur noch beim Maulwurf von Tournoux und Soulié (1903) und bei Affen und Halbaffen von Keibel (1905) gefunden worden. Die unmittelbar vor der Urniere gelegenen äusseren Glomeruli zweier Affenarten werden vom letztgenannten Autor nur kurz als solche erwähnt. Besser entwickelt fanden sich die Vornierenreste bei *Tarsius*. Keibel bildet

von mehreren Embryonen dieser Art äussere Glomeruli ab, die in ihrer Lage sich an die der Vögel und Selachier anschliessen. In ihrer unmittelbaren Nähe liegen innere Glomeruli, die nach den Figuren zu urteilen mit ihnen zusammenzuhängen scheinen. Am kranialen Ende der Urniere fand sich bei einem etwas älteren Tarsiusembryo ein Urnierenglomerulus, der durch den Trichter sich frei in die Bauchhöhle vordrängt. Es liegen also hier Verhältnisse vor wie bei den Übergangsglomeruli der Reptilien (Wiedersheim).

Bei *Torpedo* tritt nicht ein zusammenhängender Vornierenglomerulus, sondern wie oben gezeigt wurde, eine Anzahl getrennter Glomeruli auf und zwar in segmentaler Anordnung. Die zu ihnen verlaufenden Aortenäste sind streng intermetamer. Wie verhalten sich hierzu die äusseren Glomeruli der übrigen Wirbeltiere?

Bei *Petromyzon* kommt nach den übereinstimmenden Beobachtungen älterer und neuerer Autoren nur ein Paar Glomeruli zur Ausbildung. Aber dieser „Glomus“ lässt, wie Wheeler (1900) für *Petromyzon Planeri* angibt, vier bis fünf hintereinander gelegene Lappen unterscheiden. Dementsprechend wird er von einer Anzahl von Aortenästen versorgt. Anfänglich kann man die Andeutungen von vier Aortendivertikeln erkennen, später, wenn das Verhalten klarer zutage tritt, sind es jederseits drei solcher Gefässe oder drei auf der einen, zwei auf der anderen Seite, schliesslich nur noch eines.

Noch brauchbarer für eine Vergleichung mit *Torpedo* sind die Angaben Hattas (1900). Auch nach diesem Autor ist der den Glomerulus liefernde Gefäßspalt (vergl. meine Textfigur A) anfänglich einheitlich und erstreckt sich vom vorderen Ende des dritten bis zu dem des fünften Vornierentubulus, also fast über die ganze Länge der bleibenden Vornierenanlage. Aber der mit der Aortenanlage in Verbindung stehende Gefässraum (s. oben S. 392) wird durch sekundäre Verlötung seiner Wände in drei aufeinanderfolgende intermetamere Abteilungen zerlegt. Die beiden vordersten dieser Gefässanlagen gehen alsdann zugrunde. Die dritte erweitert sich sackartig an ihrem unteren Ende, füllt sich mit Zellen und wird so zum Glomerulus. Das Endresultat ist also auch hier ein von einem einzigen Aortenast versorgter Glomerulus. Die Differenz gegenüber Wheeler ist, wenn der

auf dem Sagittalschnitt gelappte Glomerulus dieses Autors der dreigeteilten Falte Hatta's entspricht, ein nur unwesentlicher, vielleicht durch das Objekt — Hatta untersuchte eine japanische *Petromyzon*form — bedingter. Jedenfalls geht aus Hatta's Angaben hervor, dass die Glomerulargefäße, wenn ihrer Heraufdifferenzierung auch ein gemeinsamer Spaltraum vorangeht, als solche doch eine Zeitlang intermetamer angeordnet sind. Diese Tatsache, mit der sich die Befunde Wheeler's vereinigen lassen, weist in Zusammenhang mit der Entwicklung des Glomerulus aus einer dieser Gefässanlagen darauf hin, dass die *Petromyzonten* ursprünglich segmentale Glomeruli, gespeist von segmentalen Aortenästen, besessen haben werden, wie solche bei *Torpedo*-embryonen noch zur Anlage kommen. Diese Glomeruli wären dann bis auf einen einzigen verloren gegangen.

Noch besser stimmt zu dieser Auffassung die Angabe, welche Hatta später (1908) in einer der Gefässentwicklung von *Petromyzon* gewidmeten Arbeit macht. Hiernach würden im Bereich von sechs Nephromeren fünf intersegmentale Quergefäße angelegt, von welchen später eines zur Glomerulararterie sich umgestaltet.

Der äussere Glomerulus von *Myxine* ist in dem vorgerückten Stadium, in welchem er bisher zur Untersuchung kam, einheitlich, wird aber von drei bis fünf Aortenästen versorgt. Maas (1897), dem wir diese Kenntnis verdanken, hat hiernach eine Entstehung des Gefässknäuels aus Einzelstücken vermutet.

Bei den Urodelen und Anuren findet sich ein durchaus einheitlicher Glomerulus, ein „Glomus“ im Sinne von Felix¹⁾ von der ersten Anlage an bis zum ausgebildeten Organ. Er erstreckt sich zur Zeit seiner maximalen Ausdehnung bei *Rana* vom ersten bis über das dritte Nephrotom (Field 1891), bei *Bombinator* (Möllendorf 1911) über zwei Segmente, bei *Amblystoma*, wo nur zwei Vornierensegmente vorhanden sind, reicht er vom ersten bis zum zweiten Nephrotom (Field 1891). Das gleiche gibt Hoffmann für *Triton cristatus* (1886) an. Wäre die Anlage segmental, so müsste dies zum mindesten bei den Anuren zum Ausdruck kommen, weil sie sich hier über mehrere Segmente erstreckt. Einige ältere Angaben über eine Lappung bzw. höckerige Oberfläche des Organs, über taschen-

¹⁾ v. Wijhe, von dem der Ausdruck stammt, wollte mit ihm allgemein die Glomeruli der Vorniere von denen der Urnieren unterscheiden.

artige Einbuchtungen der Wand und über eine Zweiteilung der Vornierenkammer durch Verwachsung des Organs mit der Somatopleura bieten keine stichhaltige Unterlage für die Annahme eines segmentalen Baues.

Die einzigen Anhaltspunkte für die Ableitung des Amphibienglomerus von metameren Glomerulis gibt die arterielle Gefäßversorgung. Schon Field, der sich mit dem Gegenstand eingehend beschäftigt hat, lässt bei *Rana* und *Amblystoma* mehrere Aortenäste, deren Zahl er aber nicht feststellen konnte, zum Glomerulus verlaufen. Diese Angabe kann durch die gegenteilige Behauptung Filatows (1904 und 1905), nach welcher bei *Rana arvalis* nur eine einzige Glomerulararterie auftritt und der Befund von Field sich durch partielle Verstopfung von Gefäßschlingen mit Blut erklären soll, meines Erachtens nicht erschüttert werden. Denn auch aus der Beschreibung, die Möllendorf (1911) von der Gefässentwicklung des Bombinator gibt, geht hervor, dass der Gefäßsinus, der die Glomerularfalte in ihrer ganzen Länge, über zwei Segmente, erfüllt, anfänglich zwei breite Aortenverbindungen besitzt, von denen jede sich über ein Segment erstreckt. Später werden allerdings durch Teilung des ursprünglichen Raumes vier schmalere Aortenverbindungen gebildet, die sich schliesslich in Zusammenhang mit der Abschnürung des Glomerulus bis auf eine zurückbilden.

Ganz klar tritt die segmentale Gefäßversorgung des Glomerulus bei *Siredon* und *Salamandra atra* nach einer neuen mit Hilfe von Rekonstruktionen sehr sorgfältig ausgeführten Untersuchung von Fräulein Dr. Hartmann zutage. Aus der noch nicht veröffentlichten aber druckfertigen Arbeit ergibt sich, dass bei beiden Objekten je zwei intermetamere Aortenäste entsprechend den zwei vorhandenen Vornierensegmenten sich anlegen, um den sonst völlig einheitlichen über etwas mehr als zwei Myotome sich ausbreitenden Glomerulus zu versorgen.

Für die Vögel findet man über die in Rede stehende Frage nur in der älteren Literatur Aufschluss. Diese ist von Felix im Hertwigschen Handbuch (III S. 196) zusammengestellt. Bei den Vögeln kommen bekanntlich, wie zuerst durch Sedgwick (1880) für das Hühnchen festgestellt worden ist, nicht ein grosser einheitlicher, sondern mehrere getrennte Glomeruli zur Ausbildung. Ihre Zahl ist nicht nur bei den verschiedenen Vogelarten eine

ungleiche, sondern schwankt auch bei den einzelnen Individuen der gleichen Art (z. B. Huhn), wie dies bei den ebenfalls rudimentären Glomerulis von *Torpedo* ja auch der Fall ist. Ob sie aber wie diese segmental angeordnet sind, lässt sich aus der Literatur nicht mit Sicherheit ersehen. Sedgwick (1881), der ältere Stadien von Hühnchen untersucht hat, fand keine regelmässige Verteilung der Glomeruli, in ein paar Segmenten waren sogar zwei Gefässknäuel vorhanden. Massgebender ist die Untersuchung von Felix, weil sie sich auf jüngere Zustände beim Hühnchen erstreckt. Felix gibt an, dass er die Glomeruli der Vorniere „oft ganz regelmässig hintereinander angetroffen“ habe, aber auch er fand einmal zwei Glomeruli in demselben Segment. Aus zwei Abbildungen Siemerlings (1882) vom Hühnchen (l. c. Fig. 2 und Fig. 3) könnte man eine segmentale Anordnung entnehmen, doch bei einem etwas älteren Embryo (l. c. Fig. 4) müsste dann eine sekundäre Verschiebung für die rechte Seite nachträglich stattgefunden haben. Auch ist nicht ersichtlich, ob die Methode der Darstellung (Projektion auf eine horizontale Längsebene) hier eine zuverlässige ist. Für segmentale Glomeruli spricht die Beobachtung von Mihalcovics (1885), der bei Entenembryonen fünf bis sechs äussere Glomeruli im Bereich von fünf Körpersegmenten, dem achten bis zwölften, gezählt hat. Dass ursprünglich getrennte Glomeruli beim Vogel zu einem einheitlichen langen Glomus verschmelzen können, geht aus den Abbildungen hervor, die Siemerling von der Glomerulusentwicklung bei der Gans gibt. Wichtig ist endlich die Angabe von Felix (1906), dass die Gefässversorgung „durch segmental angeordnete Äste der Aorta erfolgt“.

Zusammenfassend kann man also sagen, dass die Vorniere der Vögel durch den Besitz einer Serie äusserer Glomeruli der *Torpedo*-vorniere näher steht, als derjenigen der Amphibien. Es ist sogar nicht unwahrscheinlich, dass sich diese Gebilde durch genaue Untersuchung ihrer ersten Entwicklung im Prinzip auf eine segmentale Anordnung zurückführen lassen, womit sich eine noch weitergehende Übereinstimmung mit *Torpedo* ergeben würde. Durch die bei Vögeln vorkommende Verschmelzung der Glomeruli zu einem einheitlichen Glomus, die in geringerem Grade auch im hinteren Glomerulusgebiet von *Torpedo* zur Beobachtung kommen kann, ist ein Übergang zu dem Verhalten bei Amphibien gegeben.

Beim Krokodil ist, wie bei den Amphibien, ein einziger, über mehrere Segmente ausgedehnter Glomerulus, ein „Glomus“, vorhanden, der durch tiefe Einschnitte in Unterabteilungen zerlegt wird. Von den Übersichtsbildern, welche Wiedersheim (1890) in Form von Flachschnitten durch das Organ eines 20 mm langen Embryos gibt, lässt der am weitesten dorsal geführte (l. c. Fig. 17) und allenfalls auch der folgende Schnitt der Fig. 18 auf der rechten Seite eine regelmässig seriale Lappung des Cölonwulstes erkennen. Ob diese Anordnung eine zufällige sekundäre Erscheinung ist oder der Überrest einer ursprünglichen Metamerie, liesse sich nur durch Untersuchung jüngerer Stadien entscheiden.

Für die Landschildkröte *Chrysemis* beschreibt Burlend (1913) in der „vorderen Vornierenregion“, in welcher das Organ in typischer und reiner Form zur Anlage kommt, einen einheitlichen äusseren Glomerulus (Glomus), der in frühen Stadien von einer kontinuierlichen Aortenbucht versorgt wird und auch später keine metameren Äste erhält. Im Gegensatz hierzu lässt Gregory (1900) bei *Platypeltis* die Vornierenglomeruli durch Vereinigung ursprünglich getrennter Anlagen entstehen. Eine Reihe von Aortenästen bildet, mit ihren blinden, lakunenartig erweiterten Enden die dorsale Peritonealwand vorbuchtend, die erste Anlage der äusseren Vornierenglomeruli. Durch Anastomosen der Gefässe kommen dann die Glomera „mehr oder weniger“ zur Verschmelzung. Die primäre seriale Anlage ist aber nach Gregorys bestimmten Angaben eine durchaus dysmetamere und variable. Bei einem Embryo, bei dem sie sich vom sechsten bis zehnten Somiten erstreckt, besteht sie rechts aus neun und links aus fünf Aortenästen, bei einem zweiten älteren Embryo wurden vom fünften bis zehnten Somiten rechts acht und links fünfzehn gezählt, bei einem dritten rechts nur ein Ast und links fünf. Die zum Teil auffällig hohen Ziffern erklären sich vielleicht dadurch, dass die Aortenäste, die zu Urnierenglomerulis verlaufen, mit gezählt worden sind. Die weitgehende Variabilität, die viel beträchtlicher ist als bei *Torpedo*, liesse sich schliesslich durch die Annahme einer rasch vor sich gehenden Rückbildung verstehen. Aber auch hier müsste erst durch weitere, genaue Untersuchungen festgestellt werden, ob der Glomerulusanlage eine metamere Anordnung zugrunde liegt. Eine genaue Bearbeitung der ersten Entstehung des Exkretionssystems der Schildkröten wäre schon

In beistehender Textfig. B ist ein Längsschnitt durch diesen Anlagenkomplex nach der Fig. 182 von Brauer mit einigen unwesentlichen Modifikationen wiedergegeben. Es wurde, um die Vergleichung mit meinen Fig. 13 und 14 zu erleichtern, die Abbildung im Spiegelbild reproduziert. Hält man diese Figur neben die meinigen, so fällt die Übereinstimmung ohne weiteres in die Augen. In beiden Fällen buchten die intersegmentalen, zwischen den Nephrotomen gelegenen, ventro-lateral gerichteten Aortenäste als erste Anlagen von Glomeruli die Wände der benachbarten Segmente an den Übergangsstellen der Nephrotome in die Vornierenkanälchen ein. Nur haben sich bei *Hypogeophis* die Nephrotome zur Bildung der Vornierenkammern unter Verdünnung ihrer Wände bereits erweitert, während sie bei *Torpedo*, wo es nicht zur Ausbildung von Kämmerchen kommt, unverändert geblieben sind.

Aus dieser Darlegung ergibt sich, dass die linken Vornierenglomeruli von *Torpedo* die Anlagen innerer und äusserer Glomeruli in sich vereinen. Ihr dorsaler, der Aortenwurzel des Glomerulargefässes näher gelegener Abschnitt verhält sich, indem er sich in einen dem inneren Vornierenkämmerchen entsprechenden Teil des Urwirbelstiels vorbuchtet, wie ein innerer Glomerulus. Der ventrale Abschnitt der Anlage aber dringt als solider Zellenwulst über das Gebiet des kurzen Urwirbelstiels hinaus als äusserer Glomerulus in die allgemeine Leibeshöhle vor, wobei er nicht nur die Wand des Stiels, sondern auch den zwischen den Stielen gelegenen schmalen Streifen des Cölomdaches vorbuchtet. Nun versteht man auch, dass die äusseren Glomeruluszapfen bei *Torpedo* metamere Anordnung zeigen, denn sie stellen die Fortsetzung von inneren, in das segmentierte Mesoderm sich einbuchtenden Anlagen dar.

So weisen die Vornierenglomeruli von *Torpedo* einen Zustand auf, von welchen man diejenigen aller übrigen Vertebraten ableiten kann, wenn man sich vorstellt, dass von dieser frühen Anlage in den einen Fällen nur der dorsale Anteil (*Glomeruli interni*), in den anderen nur der ventrale (*Glomeruli externi*) und wieder in anderen beide zugleich (*Glomeruli communes*) zur Ausbildung ge-

kommen sind. Ob man berechtigt ist, für die Phylognese der Glomerulusformen diesen Weg anzunehmen, wird sich vielleicht mit mehr Sicherheit beurteilen lassen, wenn die erste Entwicklung dieser Gebilde noch bei mehr Objekten als bisher genau verfolgt ist. So viel ich sehe, lässt sich aber gegen den Gedanken kein triftiger Grund geltend machen. Für ihn spricht der Umstand, dass bei einer Anzahl Wirbeltierordnungen, und zwar gerade bei den im System am niedrigsten stehenden, die beiderlei Glomeruli zusammen vorkommen.

Die Niere der Myxinoiden ist nicht hinreichend geklärt, als dass eine sichere Deutung dieses Harnorgans und ihrer Glomeruli möglich wäre, wenn man aber mit Felix (1906) die Hohlräume des „strittigen Gewebes“ (Maas 1897) als innere Vornierenkammerchen betrachtet, so gelangen im kranialen Abschnitt des Harnorgans der Myxinoiden innere und äussere Glomerulusbildungen nebeneinander zur Ausbildung.

Die Glomeruli von *Petromyzon* wurden als äussere beschrieben, weil sie sich in die allgemeine Leibeshöhle einsenken. Felix (1906) macht aber, wie mir scheint mit Recht, darauf aufmerksam, dass die Cölomfalte („Mesenterialfalte“), welche ihre mediale Wand mit dem Peritonealüberzug des Darms bildet (m. f. in Textfig. A), von den Urwirbelstielen abzuleiten ist, und die Glomeruli dementsprechend als innere anzusprechen sind. Dem wäre nur hinzuzusetzen, dass der ventrale Teil des Glomerulus, wie schon aus der Textfigur zu ersehen ist und in späterer Zeit noch deutlicher hervortritt, über das Nephrotom und die Mesenterialfalte ventral hinaus frei in die Leibeshöhle vorwuchert. Dieser Abschnitt entspricht somit einem äusseren Glomerulus (unterhalb des Striches pron. gl. der Textfig. A), so dass hier wie in der ersten Anlage von *Torpedo* die beiderlei Glomeruli ein einziges untrennbares Ganze bilden.

Schliesslich sind noch die Ganoiden hier anzuführen. Bei *Lepidosteus* hat Felix (1906) einen gemeinsamen inneren und äusseren Glomerulus beschrieben, von denen der letztere die ventrale Fortsetzung des ersteren ist. Bei *Amia* legt sich nach der Entstehung der inneren Vornierenkammer ebenfalls eine äussere an und zwar „genau so“, wie bei *Lepidosteus*, aber sie verschwindet wieder unter Verklebung ihrer Wände, ohne dass in ihr ein Glomerulus erscheint. Es liegt nahe, aus diesem

Verhalten den Schluss zu ziehen, dass die Vorfahren von *Amia* den gleichen äusseren Glomerulus besessen haben, wie *Lepidosteus*. Die frühen Anlagen der Vornierenkammern und der Glomeruli von *Accipenser* sind leider nicht bekannt.

Erst bei den Amphibien tritt eine scharfe Trennung der beiderlei Glomerulusbildungen auf. Die Gymnophionen haben lediglich innere, die Urodelen und Anuren und ebenso die Dipnoer einen äusseren. Die Wurzel dieses Glomus ist vom segmentierten Mesoderm und den Vornierentrichtern ventral abgerückt auf das Mesenterium, ein Verhalten, welches die einheitliche, nicht segmentale Anlage des Organs verständlich macht. Nur seine arterielle Gefässversorgung (s. S. 413) gibt einen Hinweis auf einen ursprünglich vielleicht metameren Bau.

Ob die Vornierenglomeruli auch bei den Amnioten als rein äussere aufzufassen sind, wie bei den Urodelen und Anuren, möchte ich nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen nicht entscheiden. Der äussere Anschein spricht ja zunächst dafür. Andererseits lässt sich auch manches zugunsten der Auffassung anführen, dass hier die gleichen Verhältnisse vorliegen, wie bei *Torpedo*. Nur dürfte ein Zusammenhang der ersten Glomerularanlagen mit dem segmentierten Mesoderm aus verschiedenen Gründen hier schwerer nachzuweisen sein, als bei Selachiern. Die sogenannten Übergangsglomeruli könnten als Stütze für die obige Auffassung angeführt werden, doch lasse ich sie als noch nicht genügend geklärt hier lieber bei Seite, ebenso wie ich es vermeiden möchte, die besprochene Glomerulusfrage auf eine Erörterung des Verhältnisses zwischen Vorniere und Urnieren an dieser Stelle auszudehnen.

Die Frage der Segmentierung der Vornierenglomeruli wäre nach dieser Übersicht folgendermassen zu beantworten. Die inneren Vornierenkammerchen treten, zum mindesten in ihrer ersten Anlage, segmental auf, da sie aus Abschnitten der Vornierenkanälchen hervorgehen. Eine einheitliche Kammer entsteht erst sekundär durch Verschmelzung der segmentalen Kammerchen. Dementsprechend können sich auch die inneren Glomeruli segmental (intermetamer) anlegen (*Hypogeophis*). Tritt aber der Gefässknäuel erst nach der Verschmelzung der Kammerchen auf, so

kann er von Anfang an ein einheitlicher sein. Dies scheint nach der Beschreibung von Felix bei Ganoiden der Fall zu sein.

Rein äussere Glomeruli finden sich bei den Urodelen, Anuren und Dipnoern. Sie nehmen hier ihren Ausgang, wie durch die Untersuchung sehr junger Anlagen von Amphibien gezeigt ist, vom unsegmentierten Mesoderm und zeigen daher von Anfang an einen nicht metameren Bau. Nur die Gefässversorgung weist, wie bei einigen Objekten (*Siredon*, *Salamandra atra*) sich ergeben hat, auf eine ursprüngliche Metamerie hin.

Die Glomeruli communes können segmental auftreten, wenn infolge abgekürzter Entwicklung ihr ventraler, in das Cölom vorragender Abschnitt gleichzeitig mit dem segmentalen dorsalen Abschnitt als dessen Verlängerung erscheint (*Torpedo*). Bildet sich der ventrale Abschnitt (äusserer Glomerulus) später, im Anschluss an einen schon einheitlichen inneren Glomus, so wird er selbstverständlich die gleiche Beschaffenheit zeigen, wie letzterer (*Lepidosteus*).

Ich brauche nach dieser Darlegung kaum ausdrücklich hervorzuheben, dass ich durch die Einführung des Begriffes eines Glomerulus communis, den ich von *Torpedo* abgeleitet habe, keineswegs die Grenze zwischen den Begriffen der äusseren und inneren Glomeruli verwischen will. Ich halte an dieser grundlegenden Scheidung, durch welche Felix sich ein grosses Verdienst um die Klärung der vorher verworrenen Vornierenglomerulusfrage erworben hat, fest und habe mir nur zur Aufgabe gestellt, diese verschiedenen Bildungen in genetischen Zusammenhang zu bringen. Das Gleiche hat auch Felix selbst im Hertwigschen Handbuche (S. 401) versucht durch die Ableitung der beiderlei Bildungen von den „Glomeruli“ des *Amphioxus*. In seiner früheren Arbeit über die Salmoniden (1897) ist er in dieser Hinsicht noch weiter gegangen, indem er (S. 340) sagt: „Ich bin daher geneigt, gar keinen Unterschied zwischen äusseren und inneren Glomerulis zu machen, sondern beide Arten als Abkömmlinge ein und derselben Mutteranlage zu betrachten“. Der letzte Teil dieses Satzes deckt sich mit der Auffassung, zu der ich durch meine Befunde bei *Torpedo* gelangt bin.

III. Die Glomeruli der rechten Vorniere und deren Gefässe.

1. Befunde.

a) Die Gefässe der rechten Vorniere.

Die Glomeruli der rechten Seite scheinen auf den ersten Anblick grundverschieden von den linksseitigen zu sein. Bei näherer Untersuchung stellt sich aber heraus, dass ihr Verhalten auf das der letzteren zurückführbar ist, und dass die Unterschiede in der äusseren Erscheinung durch die eigentümliche Anordnung des Arteriensystems in der rechten Vornierengegend sich vollständig erklären lassen.

Während die intermetameren Quergefässe der linken Vornierenregion nur rudimentäre, blind geschlossene Aortenästchen oder -buchten sind, laufen diejenigen der rechten Seite bekanntlich in ihrer Mehrzahl zu dem unter der Vorniere gelegenen Anfangsstück der Dotterarterie durch und stellen so die Wurzeln dieses Gefässes dar, wie aus Textfig. D, einer Profilrekonstruktion der rechtsseitigen Vornierengefässe, zu ersehen ist.

Das Verhalten und die Entstehung der rechtsseitigen Vornierenquergefässe habe ich in letzter Zeit von neuem eingehend untersucht. Ich werde darüber demnächst an anderer Stelle näher berichten. Hier beschränke ich mich darauf, eine kurze Inhaltsangabe dieser Befunde zusammen mit einigen schon bekannten Tatsachen der nachfolgenden Beschreibung der Glomerulusanlagen vorzuschicken, soweit dies für das Verständnis der letzteren nötig erscheint.

Die Zahl der rechten Quergefässe der Vorniere von Torpedo beträgt zur Zeit ihrer vollen Entwicklung meist sechs. Hinter jedes Vornierensegment (N bis N 6 in Fig. D) kommt ein zugehöriges Quergefäss zu liegen. Bei einer Minderzahl von Embryonen, drei unter zehn, waren nur fünf Quergefässanlagen vorhanden, wobei die Möglichkeit, dass sich später noch ein sechstes entwickelt hätte, namentlich bei dem jüngsten dieser Embryonen gegeben ist.

Von diesen Gefässen erreichen, wie ich schon früher (1888) beschrieben habe, nur die mittleren einen grösseren, zum Teil sehr beträchtlichen Querdurchmesser. Am weitesten werden gewöhnlich zwei derselben gefunden, meist das zweite und dritte. Von da erfolgt nach rückwärts eine allmähliche Abnahme des

Kalibers, das sechste, oft auch das fünfte und zuweilen das erste sind eng, etwa wie die linken Quergefäße, oder noch enger als diese.

Der rudimentäre Charakter der hinteren Quergefäße und teilweise auch der vordersten zeigt sich auch darin, dass sie mehr oder minder unvollständig ausgebildet sind. Im einfachsten Fall, wie bei Quergefäß 5 der Textfig. D, zeigen sie nur an einer schmalen Stelle ihres Verlaufes eine Unterbrechung in ein dorsales und ventrales Stück. In anderen Fällen ist die Lücke zwischen den letzteren viel weiter (z. B. das kraniale Quergefäß in Textfigur K) oder es ist überhaupt nur entweder ein kurzer Aortenast, wie bei Nr. 6 der Textfigur D, oder nur ein ventrales Stück vorhanden. Das letztere ist in der Textfigur D für das sechste Quergefäß ganz schwach angedeutet. Bei der Mehrzahl meiner Embryonen mit voll entwickelten Quergefäßen betrug die Zahl der von der Aorta zur Dotterarterie durchlaufenden entweder je vier oder je fünf.

Dieses Verhalten der Gefäße erklärt sich aus ihrer Entwicklungsweise. Ihr erstes Auftreten fällt in das Stadium

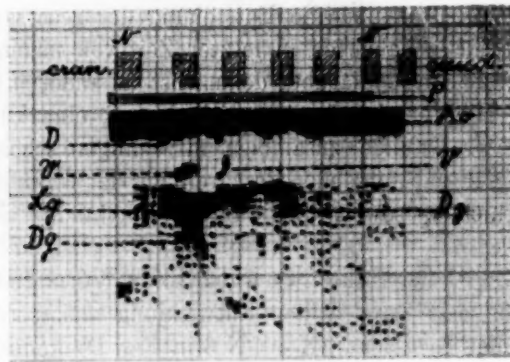


Fig. C.

Frühe Anlage der rechtsseitigen Vornierengefäße eines Torpedoembryos mit 4 geschlossenen Visceraltaschen, 35 Urwirbeln, darunter 30 Rumpfsomit. Graphische Rekonstruktion, linke Seitenansicht. Ao Aorta, D 3–4 dorsale Anlagestücke der Vornierenquergefäße (Aortenbuchten), Dg Darmäste des Vornierenlängsgefäßes. Lg Vornierenlängsgefäß, N Nephrotom, P Vorniere (es soll nur ihre Längsausdehnung ausgedrückt werden), V zwei ventrale Anlagestücke der Vornierenquergefäße. Punktiert: unfertige, d. h. aus Gefäßzellen bestehende Gefäßanlagen. Vergr. 100:1.

von vier geschlossenen Visceraltaschen, in welchen der Vornierenwulst schon seine maximale Entfaltung aufweist, aber mit Ausnahme seines vorderen Endes noch solid ist. Hier (Textfig. C) zeigt sich, dass ein Quergefäß aus zwei getrennten Anlagen hervorgeht, einer dorsalen und einer ventralen. Die dorsalen Anlagen (D in Textfig. C) sind kurze intermetamere Aortenästchen, die zwischen den Urwirbelstielen ventral vordringen. Sie gleichen somit in jeder Hinsicht den linksseitigen Quergefäßen, werden aber im Verlauf ihrer Weiterentwicklung länger und namentlich erheblich weiter als jene. Die ventralen Anlagen haben eine etwas kompliziertere Entwicklung. Sie entstehen im Zusammenhang mit einem in kranio-kaudaler Richtung verlaufenden engen Endothelrohr, welches ich „Längsgefäß der Vorniere“ nenne (Lg in Fig. C). Dieses liegt ventral vom Pronephros auf dem dorsalen Abschnitt der seitlichen Darmwand zwischen dem Entoderm und der Splanchnopleura. Unmittelbar nach seinem ersten Auftreten, noch bevor es in seiner ganzen Länge angelegt ist, erhält es dorsal aufsteigende Seitenästchen, welche in den von mir beobachteten Fällen zuerst als selbständige Endothelröhrchen auftreten (V in Fig. C), um sich dann, meist bald darauf, in das Längsgefäß zu eröffnen. Dies sind die ventralen Anlagestücke der Quergefäße.

Die weitere Entwicklung geht in der Weise vor sich, dass sich die dorsalen und ventralen Anlagestücke der Quergefäße entgegenwachsen und sich ineinander eröffnen. Dies geschieht aber nicht bei allen Quergefäßen, vielmehr bleiben gewöhnlich ein, seltener zwei kaudale, und auch ein kraniales auf der Stufe der unvereinigten Anlagen stehen, womit sich das oben (Fig. D) geschilderte Vorkommen unterbrochener Quergefäße als eine Entwicklungshemmung erklärt. Da diese rudimentären Anlagen auf sehr ungleichen Stufen ihrer Entwicklung haltmachen, und zudem ihre Zahl und Verteilung eine wechselnde ist, kommen zahlreiche Varianten im Gesamtbild der rechten Vornierengefäße zum Vorschein.

Während die Quergefäße in dieser Weise sich ausbilden, gelangt das kraniale Anfangsstück des Längsgefäßes in Verbindung mit dem dorsalen Ende der an der seitlichen Darmwand emporsteigenden Dotterarterie (Da in Textfig. F. S. 445), einem mächtigen Gefäß, auf dessen vorherige Entwicklung an dieser Stelle nicht eingegangen werden kann. Das Längsgefäß

der Vorniere wird dadurch zum Anfangsstück der Dotterarterie. Dieses „Vornierenstück der Dotterarterie“, wie wir es nennen werden, erweitert sich nun, indem es sich im oberen Abschnitt der Leibeshöhle mächtig ausbuchtet und seinen Splanchnopleuraüberzug vom Darm abhebt (Textfig. D und Querschnitt Taf. XXIII Fig. 20 und 21). Nur sein hinteres Ende lässt noch in späterer Zeit die ursprüngliche Beschaffenheit erkennen, insofern es eng bleibt (A. m. in den Textfiguren D—G). Die durchlaufenden Quergefäße stellen nun die bekannten Aortenwurzeln der Dotterarterie dar.

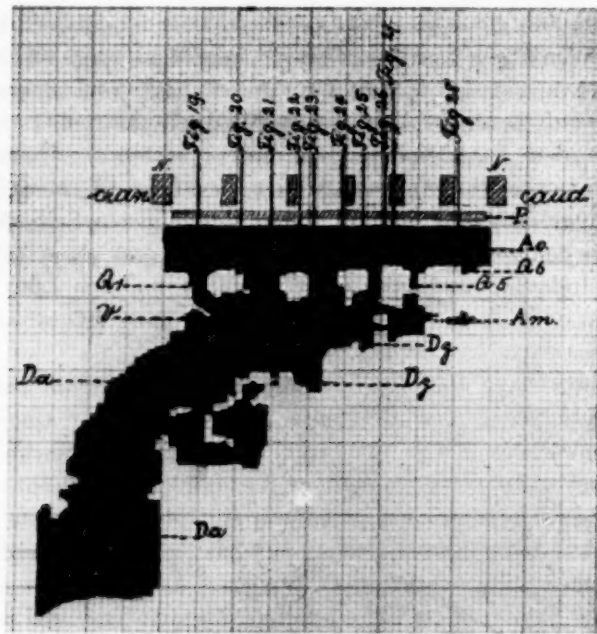


Fig. D.

Gefässanlagen der rechten Vornierengegend eines Torpedoembryo mit 5 Visceralsäckchen, zweite und dritte durchgebrochen, 43 Somiten, davon 39 Rumpfsomiten (Torpedo 52). Graphische Rekonstruktion, linke Seitenansicht. Ao Aorta, Am Art. mesenterica, Da Dotterarterie, Dz Darmzipfel derselben, N Nephrotom, P Ausdehnung der Vorniere, Q₁—Q₆ Vornierenquergefäße, V ventrales Anlagestück (?) des ersten Quergefäßes. Die Querschnitte der Tafelfiguren 19—28 sind in das Rekonstruktionsbild eingetragen. Vergrößerung 100:1.

Bei der Ausweitung des Längsgefäßes der Vorniere in dorsaler Richtung werden ventrale Teile der Quergefäße, also Abschnitte, die den oben beschriebenen ventralen Anlagen angehören, in dasselbe einbezogen. Die Quergefäße verkürzen sich dementsprechend. Dies Verhalten ist aus den Textfiguren D, F und G deutlich abzulesen, wenn man den kranialen, stark ausgeweiteten Teil des ehemaligen Längsgefäßes der Vorniere mit dem kaudalen, enger gebliebenen, vergleicht.

Über die Weiterentwicklung der Quergefäße und die Ausbildung der definitiven Wurzeln der Dotterarterie besteht bekanntlich eine Meinungsverschiedenheit unter den Autoren. P. Mayer (1887), ich (1888), und van Wijhe (1889) haben übereinstimmend für *Torpedo* und *Pristiurus* angegeben, dass nur eines der Quergefäße, und zwar ein von Anfang an stärker ausgebildetes, als Dotterarterienwurzel erhalten bleibt. Demgegenüber hat C. Rabl (1896) an der Hand zahlreicher Abbildungen bei *Pristiurus* darzutun versucht, dass die Mehrzahl der Quergefäße, nämlich von den drei bis vier bei diesem *Selachier* vorhandenen, „in den meisten Fällen die drei ersten“ verschmelzen und so die Dotterarterienwurzel bilden. „Diese Tatsache“, so schreibt Rabl, „ist van Wijhe und Rückert ganz entgangen“. „Ich habe guten Grund“, so fährt er fort, zu der Annahme, dass für *Torpedo* ganz ähnliches gilt wie für *Pristiurus*“.

Den Beweis für seine Behauptung ist Rabl allerdings schuldig geblieben, ebenso wie ihn auch P. Mayer, ich selbst und van Wijhe seiner Zeit nicht erbracht hatten.¹⁾ Und doch lässt er sich leicht führen, wenn man sich an die Tatsache hält, dass jedes Quergefäß zwischen zwei Urwirbelstielen durchtritt. Entsteht die Dotterarterienwurzel durch Verschmelzung mehrerer Quergefäße, dann muss sie sich über eine entsprechende Anzahl von Urwirbelstielen ausdehnen, geht sie aus einem einzigen sich ausweitenden Quergefäß hervor, dann wird sie nur von zwei aufeinanderfolgenden Stielen, von dem einen kranial und von dem anderen kaudal, umfasst werden. Das letztere ist nun tatsächlich der Fall.²⁾ Bezeichnenderweise sind diese Urwirbelstiele durch

¹⁾ Das gilt auch für Burlend, der neuerdings (1914) unsere alten Angaben für *Scyllium* gegen Rabl bestätigt.

²⁾ Wie ich in meiner Gefäßarbeit ausführen werde, erhalten sich bei einem Teil der *Torpedo*embryonen je zwei ziemlich gleich starke

den Druck des sich ausdehnenden Quergefäßes stark verdünnt und das vordere kranial, das hintere caudal ausgebogen. In meiner Gefäßarbeit werde ich an horizontalen Längsschnitten dies Verhalten illustrieren. Im übrigen ist es auch aus dem Rekonstruktionsbild der Textfig. E, in welches die Urwirbelstiele eingetragen sind, zu ersehen. Schliesslich findet man auch in späteren Stadien, wenn man genau untersucht, in den Zwischenräumen der übrigen Urwirbelstiele die mehr oder minder stark rückgebildeten Reste der übrigen Quergefäße als enge, zum Teil längere, zum Teil ganz kurze Aortenästchen, entweder noch durchgängig oder schon von der Aorta abgetrennt und verschieden stark obliteriert. Auch an der Dotterarterie sind Überbleibsel dieser Quergefäße in Form blinder Erhebungen nachweisbar (Fig. 30, Taf. XXIV). Die erhalten gebliebene Wurzel der Dotterarterie entspricht entweder dem zweiten oder dem dritten ehemaligen Quergefäß.

b) Die rechten Glomerularanlagen.

Wir wenden uns nun der Untersuchung der rechtsseitigen Glomeruli zu und legen derselben die nämliche Querschnittsserie (Torp. 52) zugrunde, welche wir für die linke Seite benützt haben.

Fig. 19, ein Querschnitt, der zwischen dem ersten und zweiten Nephrotom hindurchführt, trifft das flache Vorderende der Vornierenfalte (P), das nebenbei bemerkt bei diesem Embryo auf der rechten Seite etwas weiter nach vorne reicht als links, während sonst meist das Gegenteil der Fall ist. Medial von der Vorniere ist das zwischen dem ersten und zweiten Vornierensomiten hindurchtretende erste Quergefäß (Q1) getroffen, das auf diesem Schnitt nicht mit der Dotterarterie in offener Verbindung steht, sondern durch ein dünnes Septum von ihr getrennt ist. Aus dem Rekonstruktionsbild des gleichen Embryo (Textfig. D), in welches der vorliegende und die folgenden Querschnitte eingetragen sind, erkennt man, dass die Dotterarterie gegen dieses

Quergefäß bis in spätere Stadien, so dass man vermuten könnte, es möchten wenigstens in diesen Fällen zwei von den ursprünglich angelegten sechs Quergefäßen zur Dotterarterienwurzel verschmelzen. Aber ich habe unter den ausschlaggebenden Objekten mit nur einer einzigen, definitiven Wurzel bisher ausschliesslich solche gefunden, bei denen das Gefäß zwischen zwei benachbarten Urwirbelstielen durchläuft. Hier muss es also einem einzigen Quergefäß entsprechen.

erste Quergefäß einen blindsackförmigen Vorstoss macht. Dieser entspricht wahrscheinlich dem ventralen Anlagestück des Quergefäßes. Ein solches Verhalten des ersten Quergefäßes kommt bei anderen Embryonen zweifellos vor, so tritt es z. B. deutlich an dem Plattenmodell eines etwas älteren Embryo (Textfig. K, S. 453) zutage, weil hier das fragliche ventrale Quergefäßstück länger ist. Dafür stellt der Aortenast daselbst nur einen kurzen blinden Stummel vor, während er im Fall der Textfig. D nach hinten bis zum Vornierenstück der Dotterarterie (= ehemaliges Längsgefäß) reicht und in dieses mündet.

Auf dem Schnitt der Fig. 19 liegt also das Quergefäß jedenfalls in Form eines reinen Aortenastes vor, und damit bekommen wir hier das gleiche Verhalten, wie auf der linken Seite, nur mit dem Unterschied, dass das Gefäß hier weiter nach abwärts reicht, bis unter die Peritonealmündung der kaum angedeuteten Vornierenrinne. Es buchtet, wie auf der linken Seite, den zwischen zwei Urwirbelmündungen gelegenen schmalen Streifen des Cölomdaches ventral vor in Gestalt einer Falte, welche zunächst die mediale Wand der Vorniere nach abwärts fortsetzt und sich dann, dünner geworden, im Bogen lateral zur Splanchnopleura hinüberschlägt, zu der sie wieder emporsteigt.

Aber diese „Glomerulusfalte“ hängt nicht frei in die Leibeshöhle hinab, wie auf der linken Seite, sondern trifft mit dem dorsalen Umfang der am Darm emporgestiegenen Dotterarterie zusammen. Deren vom Darm abgehobene, in die Leibeshöhle vorgebuchtete Wand hat ihren Splanchnopleuraüberzug mitgenommen, und dieser ist dem Mesoderm der Glomerulusfalte so innig verbunden, dass beide wenigstens auf dem vorliegenden Schnitt nicht zu unterscheiden sind.

Wenn man die beiden Gefäße der Fig. 19 noch einige Schnitte weiter kaudal verfolgt bis zu der Stelle, wo sie sich ineinander eröffnen, so zeigt sich, dass ihre Hauptrichtung eine dorso-ventrale ist. Daraus ergibt sich, dass sie in Fig. 19 von dieser Richtung aus etwas abweichen. Es buchtet sich sowohl das untere Ende des Aortenastes als das obere der Dotterarterie, das vielleicht dem ventralen Anlagestück eines Quergefäßes entspricht, lateral gegen die Vorniere zu aus. Die Buchten (Gb 1) sind entsprechend der rudimentären Beschaffenheit des ersten Vornierensegments zwar schwach, aber doch unverkennbar und

können schon deshalb nicht übersehen werden, weil die Erscheinung an den folgenden Quergefässen in stärkerem Grade sich wiederholt. Wir wollen sie als Glomerularbuchten bezeichnen.

Wie oben gezeigt wurde, besteht ein linker Glomerulus nicht bloss aus einer gefässhaltigen Peritonealfalte, sondern zum grossen Teil aus einem soliden Mesodermzapfen, wie denn solche Zellenwucherungen auch bei anderen Objekten als Frühformen von Glomeruli vorkommen, die sich später erst vaskularisieren. Ein entsprechendes Verhalten findet sich nun auch an der rechten Vorniere von Torpedo. Kranial und kaudal vom beschriebenen ersten Quergefäss tritt an Stelle der zwei Glomerularbuchten ein auf dem Querschnitt dreieckiges Zellenlager auf (Gw, Fig. 20), das dorsal an seiner Basis mit der medialen Wand der Vorniere und dem Urwirbelstiel zusammenhängt und von diesen Teilen seinen Ausgang nimmt. Sein lateraler, in der Figur freier Rand ist der Vornierenrinne und dem angrenzenden oberen Ende der Leibeshöhle zugewendet, sein ventro-medianer Rand sitzt dem oberen lateralen Umfang der Dotterarterie auf und verliert sich hier unter Verbindung mit deren Splanchnopleuraüberzug nach abwärts. Denkt man sich den dreieckigen Zipfel von der Dotterarterie abgetrennt, so würde er wie ein linker Glomeruluszapfen (vgl. Fig. 1 und 5) frei in die Bauchhöhle neben dem Vornierenostium herabhängen.

Weiter kaudal, im Bereich des zweiten Quergefässes, (Fig. 21, Q 2) dringt dicht unter dessen Einmündung in die Dotterarterie eine zweite Glomerularbucht in das Zellenlager ein und verdrängt es vollständig (Gb 2), so dass sie nur mehr von der aus Zylinderzellen gebildeten Cölomwand bedeckt wird. Diese letztere ist wieder abzuleiten von den die Urwirbelmündungen verbindenden Streifen des Cölomdaches, der von dem durchtretenden Quergefäss nach unten abgebogen ist (siehe S. 427). Die Bucht dringt lateral soweit vor, dass sie sich an die Somatopleura unterhalb der Cölommündung der Vornierenrinne dicht anlegt, vielleicht sogar mit ihr verlötet. Die Vornierenmündung wird dadurch gegen die Leibeshöhle abgesperrt.

Das Quergefäss bildet oberhalb seiner Einmündung in die Dotterarterie eine laterale Bucht gegen die Vorniere oder genauer gegen die Stelle, wo die Zellengruppe für die Anlage der Vena cardinalis (V. c.) liegt, entsprechend dem Verhalten der zwei vorderen Quergefässe der linken Seite.

Bei der Querschnittsserie eines Schwesterembryos (Torp. 54), die ich hier immer gleich mit berücksichtigen will, bohrt sich im Bereich des zweiten

Quergefäßes der solide Glomeruluswulst noch tiefer in das Lumen der Vornierenrinne ein, als in Fig. 21, aber es dringt keine Gefäßbucht in ihn ein. Die Glomerularbucht kommt hier entweder ganz zum Ausfall oder sie ist noch nicht angelegt.

Kaudal vom zweiten Quergefäß tritt wieder ein Glomeruluswulst (Fig. 22 Gw) an die Stelle der Gefäßbucht. Er ist dicker als der vorhergehende und nimmt seinen Ursprung aus der Zellenmasse des Urwirbelstiels, es ist dies auf dem abgebildeten Schnitt die Hinterwand des dritten Nephrotoms. Die rechtsseitigen Urwirbelstiele sind durch die zwischen ihnen durchtretenden Quergefäße stark komprimiert in sagittaler Richtung, so dass sie nur auf wenigen Querschnitten getroffen werden.

Schon auf dem übernächsten Schnitt (Fig. 23) erscheint das dritte Quergefäß (23) und mit ihm die dritte Glomerularbucht (Gb3) als ein schmäleres und tieferes und schärfer abgesetztes Divertikel der Dotterarterie, als ihre Vorgänger. Mit ihr buchtet sich wie in Fig. 21 eine Cölofalte in das Vornierenostium ein und zwar so tief, dass sie die Vornierenrinne fast vollständig ausfüllt und ihre Wände etwas auseinandertreibt. Das letztere Verhalten war übrigens schon beim vorigen Glomerulus zu erkennen. Diese dritte Glomerularbucht ist die ausgeprägteste, die ich bei *Torpedo* gefunden habe.

Bei *Torpedo* 54 füllt am dritten Quergefäß ein Wulst von der gleichen Form wie die Falte der Fig. 23 den entsprechenden Raum aus. Er ist aber vollständig solid. Nur dicht unter ihm ist in einem eigenen der Dotterarterie aufsitzenden kleineren Wulst ein Endothelröhrchen aufgetreten, das vielleicht der Anlage einer Glomerularbucht entspricht.

Der nach hinten auf Fig. 23 folgende, vom vierten Nephrotom ausgehende Glomerularwulst erscheint noch im Bereich des dritten weiten Quergefäßes. Er füllt wie die vorhergehende Bucht die Vornierenrinne und den unter ihr befindlichen Cölo Raum fast vollständig aus, wobei er sich wieder innig mit der Somatopleura verbindet. Nach rückwärts (Fig. 24) wird dann sein lateraler Umfang frei, so dass er nun dem früher von mir (1888, Fig. 18) für einen anderen *Torpedo*embryo abgebildeten Glomeruluszapfen nach Form und Lage gleicht.

Noch weiter kaudal senkt sich die aus dem Urwirbelstiel vorquellende Zellenmasse auf den dorso-lateralen Umfang der Dotterarterie (an der Stelle des Risses der Fig. 24) herab, so dass die Vornierenlichtung wieder frei wird. Auf dem dritten Schnitt

hinter Fig. 24 tritt in der kaudalen Anschnittmasse des vierten Nephrotoms das vierte Quergefäß zunächst ganz schmal in seinem kranialen Anschnitt zutage (Fig. 25, Q 4). Die enger gewordene Dotterarterie bildet daselbst eine vierte Glomerularbucht (Gb 4), deren verdickte Wand bis an die Somatopleura, unterhalb des Vornierenostiums, heranreicht.

Bei *Torpedo 54* ist ebenfalls eine vierte Glomerularbucht vorhanden.

Die vierte Glomerulusbucht endet noch im Bereich des vierten Quergefäßes. Unmittelbar hinter diesem, drei Schnitte kaudal von Fig. 25, treten in Fig. 26 als Fortsetzung der Dotterarterie zwei enge übereinander gelegene Gefäßlumina auf, in einer ausgedehnten Mesenchymansammlung gelegen, die hier schon als Vorläufer des Spiralwulstes die rechte Darmwand vorbuchtet. Infolge der Verengung des Gefäßes ist das diesem aufruhende Zellenlager noch weiter ventral von der Vorniere abgerückt, als dies in Fig. 25 der Fall war. Aber es ist nun sehr bezeichnend, dass es sich als Zapfen (Gw) dorsal gegen sie vorstreckt, gegen die Stelle zu, wo ein Trichter als Einkerbung der Peritonealwand angeschnitten ist. Der Zapfen entspricht offenbar einem zwischen den Buchten stets auftretenden Glomerularwulst. Zwischen ihm und dem vor ihm gelegenen Wulst war zum ersten Mal keine vollständige Unterbrechung vorhanden, der Zellenbelag der Dotterarterie lief vielmehr über die dazwischen gelegene Glomerularbucht der Fig. 25, wenn auch abgeschwächt weiter.

Schon auf dem folgenden Schnitt (Fig. 27) erweitert sich die Dotterarterie wieder, wobei die zwei Röhrchen der Fig. 26 in ihr aufgehen und der Zellenzapfen der vorigen Figur, der nicht etwa nur ein Anschnitt der Gefäßwand war, sich zu einer fünften Glomerularbucht höhlt (Gb 5). Diese beginnt also schon im Bereich des fünften Nephrotoms, das nebst dem zweiten Trichter in Fig. 27 voll getroffen ist, um sich von da über das Gebiet des fünften Quergefäßes auszudehnen. Das letztere ist, wie Textfig. D zeigt, beim vorliegenden Embryo kein durchlaufendes.

Bei *Torpedo 54* zeigt die Dotterarterie im Bereich des fünften Quergefäßes nur die Andeutung einer kleinen Glomerularbucht, aber vor ihr ist ein wohlentwickelter knopfförmiger solider Glomeruluszapfen.

Kaudal vom fünften Quergefäß verengt sich die Dotterarterie (vgl. Textfig. D) wieder und zwar noch stärker als hinter

dem vierten. Von hier an ist das Gefäß in seiner ursprünglichen Gestalt als Längsgefäß der Vorniere erhalten. Es verdient dieses Endstück schon deshalb nicht mehr die Bezeichnung „Dotterarterie“, weil es auch später nicht in ihr aufgeht. Es erscheint zunächst unfertig ausgebildet, d. h. als unscharf begrenzte Lücke (Fig. 28, Lg). Wiederum erhebt sich hier, im Bereich des sechsten Nephrotoms aus dem Mesenchymlager, in dem die Arterie eingebettet liegt, ein Glomeruluszapfen (G w) gegen die Vorniere zu, wie in Fig. 26. Die nach dem Trichter wieder abgeschnürte Vorniere verbindet sich am sechsten Nephrotom abermals mit der Peritonealwand, aber nur durch einen in Fig. 28 im kaudalen Abschnitt getroffenen soliden Stiel. Dieser besitzt wie links (S. 395) keinen als Trichteranlage zu bezeichnenden Spalt. Er entspricht der Anlage eines sechsten Vornierendivertikels.

Hinter dem sechsten Nephrotom taucht die Arterie nochmals für ein paar Schnitte als fertiges Endothelrohr auf und zieht sich etwas nach aufwärts aus zu einer ganz kurzen Andeutung der Ventralanlage eines sechsten Quergefäßes, demgegenüber auch eine schwache dorsale Anlage von der Aorta ausgeht (vgl. Textfig. D). Von einer sechsten Glomerularbucht kann dementsprechend hier keine Rede mehr sein. Das einzige Rudiment einer sechsten Glomerulusanlage ist der Mesenchymzapfen der Fig. 28.

Hinter dem sechsten Nephrotom tritt bei diesem Embryo auch auf der rechten Seite die rudimentäre Anlage eines siebenten Vornierenkanälchens auf, die mit derjenigen der linken Seite (S. 397) völlig übereinstimmt.

Bei *Torpedo* 54 ist im Bereich des sechsten Nephrotoms ein besser ausgebildeter Glomeruluszapfen vorhanden wie in Fig. 28. Der eng gebliebene hintere Abschnitt der Dotterarterie, = ursprüngliches Längsgefäß der Vorniere, ist nicht unterbrochen und sendet ein kurzes unfertiges sechstes Quergefäßstück gegen die Aorta empor (vgl. Textfig. G, S. 447).

Von der Altersstufe dieses ausführlich beschriebenen Embryo wurden noch drei weitere Querschnittserien untersucht. Es ergab sich, dass auch auf der rechten Seite die Glomerulusanlagen individuell variieren. Dies geht schon aus den im Kleindruck beigegebenen Notizen über den Schwesterembryo des abgebildeten hervor (*Torpedo* 54), dessen Vorniere und Vornierengefäße sich in genau dem gleichen Entwicklungszustand befinden. Es soll nur noch von einem dritten Embryo eine kurze Darstellung

gegeben werden, um zu zeigen, wie die Variabilität der Vornieren-gefäße einschliesslich der Dotterarterienanlage die Glomerulusbildungen beeinflusst. Der Embryo weicht durch das Verhalten dieser Gefäße in extremer Weise von dem Durchschnitt ab, insofern seine Quergefässentwicklung auf einer jugendlichen Entwicklungsstufe zurückgeblieben ist:

1. Erstes Quergefäss als ganz flache Aortenbucht. Die Dotterarterie steigt hier noch nicht an der Darmwand empor, sondern erst am zweiten Quergefäss. Trotzdem ein Glomerulusrudiment als Zellengruppe vorhanden, die der Colommündung der Vorniere frei anliegt und sich von da zur Somatopleura hinüberzieht.
2. Zweites Quergefäss besteht ebenfalls aus kurzem Aortenast. Ihm gegenüber erhebt sich aber eine noch unfertige ventrale Quergefässanlage von der Dotterarterie aus, die sich später wohl mit dem Aortenast verbinden wird. Dieses Gefäss reicht nicht bis in die Höhe der Vorniere empor. Daher auch hier keine Glomerularbucht, aber vom Mesenchymlager der Dotterarterie erhebt sich ein Glomeruluszapfen bis an die Colommündung der Vorniere.
3. Drittes Quergefäss: Das einzige gut ausgebildete, durchlaufend, weit, zweifellos die Anlage der definitiven Wurzel der Dotterarterie. In den bisherigen Glomeruluswulst senkt sich jetzt eine Glomerularbucht der Dotterarterie ein, verdrängt die Zellen bis auf eine Epithelreihe, ähnlich wie in Fig. 23. Auch Vornierenrinne ähnlich wie dort, vollständig ausgefüllt. Von da ab kaudal füllt wieder solider Zapfen die Rinne aus. Diese zwischen drittem und viertem Nephrotom erstmalig abgeschnürte Glomerulusmasse gelangt zum Teil mit in ihr Inneres. Der kaudal folgende zweite Trichter wird durch Glomerulusmasse ausgefüllt und auseinander getrieben.
4. Viertes Quergefäss: durchlaufend, aber eng besonders an der noch kenntlichen Grenze zwischen ventralem und dorsalem Anlagestück. Neue Glomerularbucht in dem das Vornierenlumen immer noch ausfüllenden Zapfen, deutlich ausgehend vom ventralen Anlagestück des Quergefässes, nicht von der Dotterarterie. Erreicht, da Quergefäss

sehr eng und von der Vornierenwand absteht, das Trichterlumen nicht.

5. Fünftes Quergefäß: sein dorsales und ventrales Anlagestück getrennt. Von letzterem, nicht von der schon ganz engen Dotterarterie (gleich ursprüngliches Längsgefäß der Vorniere), geht wieder eine Glomerulusbucht aus. Sie dringt wie bei vier, nicht bis in das vom Glomeruluszapfen immer noch ausgefüllte Vornierenlumen (dritter Trichter) ein.
6. Sechstes Nephrotom: Anlage eines soliden sechsten Vornierendivertikels. Dotterarterie bzw. Längsgefäß der Vorniere nicht mehr vorhanden, daher auch kein Mesenchymlager. Trotzdem wie bei 1, an der Stelle, wo vierter Trichter (? ob zur Ausbildung gelangend) zu erwarten wäre, eine freie Zellengruppe, die sich zur Somatopleura herabzieht, = Rudiment eines Glomeruluszapfens. Hinteres Ende der Vorniere. Sechstes Quergefäß nur durch flache Aortenbucht angedeutet.

c) Rückbildung der rechten Glomerularanlagen.

Das erste, was sich von den beschriebenen rechtsseitigen Anlagen zurückbildet, sind die Glomerularbuchten. Im Stadium von vier eröffneten Visceraltaschen weitet sich das Vornierenstück der Dotterarterie zusammen mit dem dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle, in welchem es liegt, seitlich noch stärker aus als bisher, wie ein Vergleich der Fig. 29 mit den bisherigen Abbildungen zeigt. Am auffallendsten ist dies dicht unterhalb der Einmündung der Quergefäße, wo die Seitenwand der Arterie fast horizontal nach aussen sich abknickt, um dann unterhalb der Vorniere wieder steil nach abwärts umzubiegen. Die diffuse Ausbuchtung, welche so entsteht, muss die kleineren Glomerularbuchten zum Verstreichen bringen. Trotzdem fand ich sie gerade bei dem ältesten von vier Embryonen dieses Stadiums, bei dem allerdings die Ausweitung der Dotterarterie schwächer war, als bei dem der Fig. 29, noch in ihrer ursprünglichen Form erhalten. Aber bei den übrigen Embryonen lassen sie sich nicht mehr, weder von der diffusen Ausbuchtung der Dotterarterie, noch namentlich untereinander scharf abgrenzen, das letztere deshalb nicht, weil die Zellauflagerung auf der Dotterarterie durch die

Ausbuchtungen jetzt nicht mehr unterbrochen wird, sondern über sie als einheitliche Lage hinwegzieht. Aber dieses Mesoderm-lager verdickt sich immer noch streckenweise und dringt dabei in der bisherigen Form in das Lumen der Vorniere von deren Colommündungen aus ein (Fig. 29). Es kann dasselbe auch noch ganz erfüllen, wie der Zapfen der früheren Fig. 22 und 24. Reicht die Bucht unterhalb der Vorniere bis an die laterale Lippe des Ostium heran, wie in Fig. 29. so kann eine Abschnürung der Vorniere von der Colomwand überzeugend vorgetäuscht werden. Man wird überhaupt die Querschnitte durch die rechte Vornierengegend von *Torpedo* in diesem Entwicklungsstadium kaum verstehen, wenn man die beschriebenen Glomerularverhältnisse nicht berücksichtigt.

Bei Embryonen mit sechs Visceraltaschen, deren fünfte in Durchbruch begriffen und bei solchen, deren fünfte schon vollständig eröffnet ist, hat sich der Zellenbelag auf der Dotterarterie, den man seinem leicht aufgelockerten Gefüge¹⁾ nach jetzt als Mesenchym-lager bezeichnen darf, etwas weiter nach abwärts ausgebreitet (Fig. 30) und auch an den Stellen der rückgebildeten Quergefäße vermehrt. Am oberen Umfang der Arterie entsendet er aber immer noch als Überreste der früheren Glomeruluswülste vereinzelte zapfenartige Fortsätze gegen die Ostien der Vorniere. In Fig. 6 der nachstehenden, die Entwicklung der *V. cardinalis* behandelnden, Arbeit ist ein solcher abgebildet, wie er sich unterhalb der weiten Mündung der hier schon stark abgeflachten Vornierenrinne zu deren lateraler Lippe erstreckt. Auch in Fig. 30 der vorliegenden Abhandlung ist ein ähnlich geformtes Gebilde (Gw) dargestellt, das weiter kaudal, unterhalb des zweiten, hier letzten, Ostiums liegt. In seiner Basis hat sich sogar noch ausnahmsweise eine kleine Glomerularbucht erhalten. Diese Zapfen, die in einen dünnen, gekrümmten Schwanz auslaufen, erfüllen jetzt nicht mehr das Vornierenlumen, sondern haben sich offenbar aus ihm herausgezogen. Die Ursache hierfür wird leicht ersichtlich, wenn man die weitere Entwicklung der Dotterarterie berücksichtigt, auf die ich hier in Kürze eingehen muss.

¹⁾ Im Gegensatz zu den kompakteren Glomeruluswülsten, die früher im grösseren kranialen Abschnitt der Vorniere (Fig. 20, 22 und 24) vorhanden waren. Kaudal dagegen (Fig. 26) war die Struktur immer mesenchymatös.

Das Rekonstruktionsbild der Textfig. E, das von demselben Embryo stammt wie der Querschnitt der Fig. 30, zeigt, dass sich von mindestens fünf bei diesem Objekt angelegten Quergefäßen nur mehr eines durchlaufend erhalten hat und nun stark erweitert die Aortenwurzel der Dotterarterie darstellt. Damit ist das definitive Ursprungsverhältnis der Dotterarterie hergestellt. Von da ab zieht das Gefäß jetzt nicht mehr schräg ventro-kranial an der seitlichen Darmwand herunter wie in Textfig. D, sondern senkrecht. Es lässt sogar schon den Beginn der späteren ventro-kaudalen

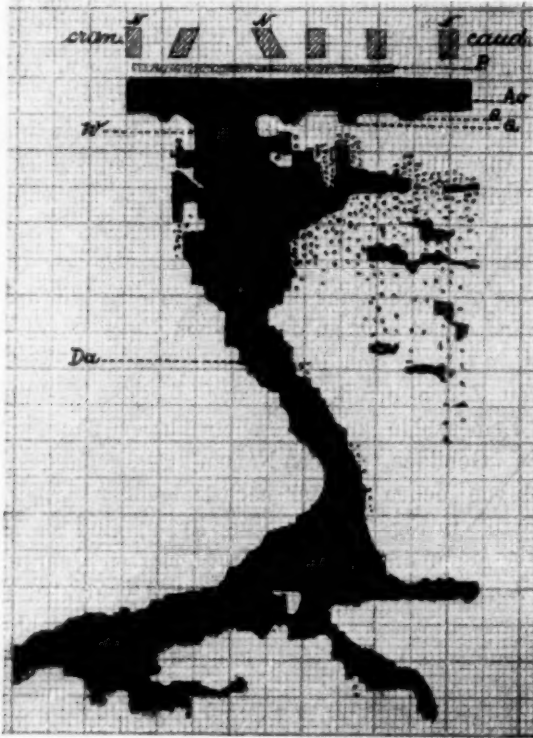


Fig. E.

Arterien der rechten Vornierengegend eines Torpedoembryo mit 6 Visceraltaschen, erste bis vierte eröffnet, fünfte im Durchbruch begriffen. 49 Rumpfsomiten, graphische Rekonstruktion, linke Seitenansicht. Ao Aorta. Da Dotterarterie, N. Nephrotom. Nur ein einziges Vornierenquergefäß: W = Wurzel der Dotterarterie erhalten. Gefäßzellengruppen punktiert.

Verlaufsrichtung erkennen. Diese Umgestaltung ist von Einfluss auf das Anfangsstück der Dotterarterie, auf ihren Vornierenabschnitt. Dieser dehnt sich jetzt nicht mehr wie vorher (Textfig. D) horizontal, in kranio-kaudaler Richtung unterhalb des Pronephros aus, sondern ist in Anpassung an die neue Richtung der Arterie nach abwärts trichterförmig ausgezogen. Die kraniale Wand des Trichters verläuft, wie Textfig. E zeigt, schon senkrecht, die hintere buchtet sich noch nach rückwärts aus und lässt so den kaudalen Abschnitt des ehemaligen Horizontalgefäßes erkennen. Aber dieser Teil hat sich doch schon gesenkt und von der Aorta entfernt. Zum Teil ist er schon aufgelöst. Auch hier stellt sich in späterer Zeit ein steiler Verlauf der Dotterarterienwand her, so dass der trichterförmige Abschnitt sich schliesslich zu einem zylindrischen Rohr von dem Kaliber seiner Aortenwurzel verengt.

Hierbei bilden sich nun alle vorher durchlaufenden Quergefäße mit Ausnahme des einen persistierenden zurück, ein Vorgang, der beim Embryo unserer Figur schon in vollem Gange ist. Die Rückbildung pflegt, wie die Abbildung zeigt, in der Weise einzusetzen, dass zuerst das Mittelstück der Quergefäße verödet. Aber die Verbindung der Dotterarterie mit der dorsalen Peritonealwand erhält sich an den Stellen dieser Quergefäße noch längere Zeit in Gestalt von Peritonealduplikaturen, die, entweder leer oder mit Zellen erfüllt, von der dorsalen Cölowand frei durch die Leibeshöhle zum Mesenchymlager der Dotterarterie herabsteigen, Gebilden, die den Namen „Quergefäßgekröse“ verdienen und von denen in der nächstfolgenden Arbeit noch die Rede sein wird. In Fig. 7 und 8 jener Arbeit sind sie abgebildet. In sie hinein ragen die Reste der obliterierten Quergefäße, von oben ihre Aortenäste und von unten ihre ventralen Überreste, die an der dorsalen Wand der Dotterarterie hängen geblieben sind.

Wenn nun das Vornierenstück der Dotterarterie in der beschriebenen Weise nach abwärts ausgezogen wird und sich dabei gleichzeitig im Querdurchmesser verengt (vgl. Da in Fig. 30, die Verengung ist hier so ziemlich die gleiche, wie weiter vorn), so wird das ihr aufsitzende Zellenlager, das die Glomeruli bildet, ihr folgen und es werden die in das Vornierenlumen eingesenkten Glomeruluszapfen aus diesem wieder herausgezogen werden.

Diese Glomerulusrudimente habe ich erst bei Embryonen von 11,5 und 12,5 mm Körperlänge an vollständig vermisst. Sie

erhalten sich also erheblich länger als links, was sich durch ihren Zusammenhang mit einer bleibenden Bildung, der Dotterarterie, erklärt.

d) Zusammenfassung der Befunde von Abschnitt a bis c.

Im Bereich der rechten Vorniere von Torpedo kommen in der Regel sechs Vornierenquergefäße zur Entwicklung. Sie entstehen aus je zwei getrennten Anlagen, einer dorsalen und einer ventralen. Die dorsalen Anlagestücke treten als Aortenäste auf, entsprechen somit den linksseitigen Quergefäßen. Die ventralen erscheinen im Anschluss an die Bildung eines unterhalb der Vorniere gelegenen Längsgefäßes (Vornierenlängsgefäß) als dorsal sich erhebende Seitenäste desselben. Wahrscheinlich treten sie zuerst selbständig oberhalb desselben auf, um sich dann sofort mit ihm zu vereinigen.

Bei der Mehrzahl der Quergefäße geht die Entwicklung in der Weise weiter, dass die ventralen und dorsalen Anlagestücke sich ineinander eröffnen, wodurch die Verbindung zwischen der Aorta und dem Vornierenlängsgefäß hergestellt wird. Das letztere wandelt sich gleichzeitig, nachdem sein vorderes Ende mit dem dorsalen der an der seitlichen Darmwand emporsteigenden Dotterarterie in Verbindung getreten ist, in das Anfangsstück oder „Vornierenstück“ der Dotterarterie um, die nun ihr Blut durch die Quergefäße aus der Aorta erhält.

Meist kommt am hinteren Quergefäß, zuweilen auch am vorderen und am vorletzten, die Vereinigung der beiden Anlagestücke nicht zustande. Die Gefäßstümpfe bleiben dann auf verschiedenen Stufen ihrer Entwicklung stehen.

Nachdem das Vornierenlängsgefäß sich in das Anfangsstück der Dotterarterie umgewandelt hat, behält es seine horizontale Verlaufsrichtung unterhalb der Vorniere noch einige Zeit bei und erweitert sich beträchtlich, mit Ausnahme eines kaudalen Abschnittes, der das Kaliber des ursprünglichen Längsgefäßes beibehält und sich im Spiralwulst verliert. Bei der Ausweitung der Dotterarterie werden die ventralen Abschnitte der Quergefäße ihr einverleibt.

Später gehen die Quergefäße alle wieder zugrunde bis auf ein einziges, das zweite oder dritte, das dauernd die

Verbindung der Dotterarterie mit der Aorta vermittelt. Dies ist die definitive Wurzel der Dotterarterie.

Die Gefässgrundlage der rechten Glomerulusbildungen besteht aus kleinen Seitendivertikeln der Dotterarterie, welche gegen die Cölommündungen des Pronephros (Pronephrostrichter) sich vorbuchten und bei maximaler Ausbildung in sie eindringen. Diese „Glomerularbuchten“ nehmen von jenem dorsalen Abschnitt der Dotterarterie ihren Ausgang, der dicht unter den Einmündungen der fertigen Quergefäße liegt, aber von den ehemaligen ventralen Anlagestücken der letzteren abzuleiten ist. Es können Glomerularbuchten auch direkt von den ventralen Anlagestücken von Quergefäßen ausgehen, die noch (oder noch nicht?) in die Dotterarterie einbezogen sind. Solche Fälle liefern den Beweis für die Abstammung der Buchten aus Quergefäßen. Auch das gewöhnlich weit herabreichende dorsale Anlagestück des ersten Quergefäßes (Aortenast) kann eine Glomerularbucht bilden.

Ausser diesen Gefässbuchten beteiligen sich noch mesodermale Zellenwucherungen an dem Aufbau der rechten Glomerularanlagen, entsprechend den Verhältnissen auf der linken Seite. Diese soliden Anlagen stehen dorsal mit den Urwirbelstielen in Verbindung, sie nehmen von diesen ihren Ausgang wie links, aber sie ragen nicht frei wie dort in die Leibeshöhle herab, sondern sitzen dem oberen Umfang der Dotterarterie auf. Denkt man sich die Dotterarterie unter ihnen weggenommen, so zeigen sie auf den Querschnitten das gleiche Verhalten, wie die zipfelartigen linken Glomeruli. Sie reichen aber ventral weiter herab als die linken, so dass sie die Cölommündungen der Vorniere erreichen. In diese bohren sie sich mehr oder minder tief ein, so dass sie bei maximaler Entwicklung das Vornierenlumen ganz ausfüllen und auseinander treiben können. Der Ansatz zu diesem Entwicklungsgang kommt schon in der hinteren Hälfte der linken Vorniere (Fig. 10) vor. Dass er rechts zu solcher Ausbildung gelangt, hängt offenbar mit den anderen Gefässverhältnissen zusammen: Die Quergefäße der Vorniere enden hier nicht oberhalb der Vornierenostien, wie die rudimentären linken, sondern sie reichen ventral bis zu den Ostien herab und über diese hinaus. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, mit den letzteren in direkte

Berührung zu gelangen, was durch Ausbildung der Glomerularbuchten geschieht. Die Verlaufsrichtung der soliden Glomerularanlagen entspricht nun wie immer derjenigen der zuführenden Gefäße, stellen sie doch im Grunde nichts anderes dar, als solide Anlagen von Gefäßschlingen, die es bei *Torpedo* nicht wie bei anderen Objekten bis zur Vaskularisation bringen. So dringen auch sie mit den Gefäßbuchten, und noch tiefer als diese, in die Ostien ein.

Noch häufiger als links kommt auf der rechten Seite eine Anlagerung dieser Zellenmassen unterhalb der Ostien an die Somatopleura zur Ausbildung.

Auch die rechten Glomerularwülste oder -zapfen lassen segmentale Anordnung erkennen und zwar nicht nur durch ihre dorsale Verbindung mit den Urwirbelstielen, sondern auch in ihrem ventralen in die Vorniere sich einbuchtenden Ende, soweit hier glomerulare Gefäßbuchten zustande kommen. Die letzteren dringen nämlich so tief in die mesodermale Zellenmasse ein, dass auf ihnen nur mehr ein einreihiger epithelialer Cölomübergang erhalten bleibt, und trennen so den Zellenwulst in segmentale Unterabteilungen. Wo dagegen die Gefäßbuchten ganz flach sind oder vollständig fehlen, läuft die Zellenmasse über sie weg und stellt eine einheitliche Bildung dar, wie bei den äusseren Glomeruli der übrigen Wirbeltiere.

Wieder anders gestaltet sich das Bild da, wo die Quergefäßanlagen stark rudimentär sind, wie z. B. am hinteren Ende der Vorniere. Hier ist die Dotterarterie durch das enge Vornierenlängsgefäß vertreten, das weit ventral vom Pronephros abgerückt in einer lockeren, mesenchymartig gebauten Schicht liegt, welche die kaudale Fortsetzung des auf der Dotterarterie ruhenden Zellenlagers bildet. Trotzdem treten auch hier rudimentäre solide Glomerulusanlagen auf in Form von Zellenzapfen, die als Umhüllung rudimentärer ventraler Anlagestücke von Quergefäßen sich gegen die Vorniere zu erheben und selbst da vorkommen, wo eine solche Gefäßanlage fehlt, aber zu erwarten wäre.

Noch eine andere Form solcher Glomerulusrudimente kann am vorderen Ende der Vorniere erscheinen, wenn die Quergefäße daselbst nur durch Aortenästchen vertreten werden und unterhalb derselben die Dotterarterie mit ihrer Zellen-

auflagerung fehlt. Dann findet man Zellengruppen am Vornierenostium, d. h. an der Eröffnungsstelle der Vornierenrinne, die an der medialen Rinnenlippe haften und sich zur Somatopleura hinüberziehen können, die also in dieser ihrer Lagerung ganz mit den übrigen Glomerulis übereinstimmen und deshalb als Rudimente von solchen angesehen werden dürfen.

Die Rückbildung der rechten Glomeruli geht in der Weise vor sich, dass mit der Ausweitung des dorsalen Abschnittes der Leibeshöhle die Glomerularbuchten sich allmählich abflachen und verschwinden. Die zwischen ihnen gelegenen glomerularen Zellenwülste und Zapfen verdünnen sich gleichzeitig, doch erhalten sich einzelne von ihnen in Form von spitz ausgezogenen Zipfeln längere Zeit, wie denn überhaupt die rechten Glomerularanlagen infolge ihres Zusammenhangs mit der Dotterarterie später verschwinden als die rasch vergänglichen linken. Über die Einzelheiten des Rückbildungsvorganges und die mit ihm einhergehende Umgestaltung des Vornierenstückes der Dotterarterie vergleiche die obige Beschreibung.

2. Selachierliteratur.

Rechtsseitige Glomerulusanlagen sind bei Selachiern bisher nur für *Torpedo* von mir (1888) beschrieben worden. Es sind dies die gleichen Bildungen, die ich jetzt auf Grund eingehenderer Untersuchung in erheblich erweiterter Form wieder zur Darstellung gebracht habe.

Die Arterien der rechten Vornierengegend der Selachier sind zuerst von P. Mayer (1887), dann von mir (1888) und van Wijhe (1889) und eingehend von Rabl (1896), in jüngster Zeit wieder von Burlend (1914) beschrieben worden. Dieser Teil der Literatur ist bereits oben (S. 406) berücksichtigt und wird in meiner Gefässarbeit noch näher gewürdigt werden (vgl. auch S. 473 meiner nachstehenden Arbeit über die Vena cardinalis).

3. Vergleichendes nebst weiteren Befunden über die Entwicklung der Vornierengefäße.

Die in der rechten Vornierengegend der Selachier zur Dotterarterie verlaufenden Quergefäße wurden, seitdem sie von mir (1888) als Vornierengefäße erkannt worden sind, in der Literatur wiederholt mit den Vornierengefäßen anderer

Wirbeltiere homologisiert. Bei diesen Vergleichen hat sich ein schon in der Nomenklatur zum Ausdruck kommender Irrtum eingeschlichen, der zunächst richtiggestellt werden muss. Man bezeichnet die Gefäße ganz allgemein als „Darmgefäße“ oder auch nach ihrem Entdecker als P. „Mayersche Darmgefäße“, ohne zu bedenken, dass dieser Name nur für die kaudal von der Vorniere, sagen wir kurz „im Hinterrumpfe“ auftretenden, vergänglichen Quergefäße passt, die von der Aorta zur Subintestinalvene herabziehend den seitlichen Darmumfang umgreifen. Die Quergefäße der Vornierenregion dagegen umschlingen den Darm nicht, dafür sind sie viel zu kurz. Sie erstrecken sich in der ersten Zeit ihres Auftretens, in der sie relativ noch etwas länger sind als später, gerade noch bis in den Bereich des dorsalen Darmumfanges nach abwärts, später erreichen sie ihn nur knapp oder gar nicht mehr. Sie verdienen also nichts weniger als gerade den Namen „Darmgefäße“.

Dieser Unterschied kommt in der grundlegenden Darstellung P. Mayers klar zum Ausdruck, wie die Betrachtung eines von ihm abgebildeten Plattenmodells (1887, Taf. 11, Fig. 1) zeigt. Aber für Mayer ist dieser Differenzpunkt nur von untergeordneter Bedeutung, denn der Autor betrachtet das Anfangsstück der Dotterarterie, in welches die Quergefäße münden, als einen nachträglich in diese Arterie einbezogenen Abschnitt der „Subintestinalvene“, die somit an dieser Stelle ungewöhnlich weit dorsal verlagert sein müsste. Den Beweis für diese Ansicht hat er allerdings nicht beigebracht. Statt dessen hat im Gegenteil C. Rabl (1896) die Verbindung der Dotterarterie mit der Subintestinalvene Mayers in Abrede gestellt, und ich selbst muss dem auf Grund meiner Befunde bei Torpedo beipflichten.

¹⁾ Neuerdings stellt Burlend (1914), ein Schüler von Sedgwick die intermetamere Anordnung der Vornierenquergefäße der Selachier in Abrede. Er lehnt sogar den segmentalen Bau der Selachivorniere ab. Vor beiden Irrtümern hätte ihn die Herstellung eines horizontalen Längsschnittes durch einen seiner Scylliumembryonen bewahren können. Auch mit der Literatur ist der englische Autor nicht hinreichend vertraut. So bezeichnet er es z. B. als ein Hauptverdienst der Rablschen Arbeit, die P. Mayerschen Arterien des Vornierengebiets als Vornierenarterien „identifiziert“ zu haben. Ebenso schreibt er die Auffindung des Sammelrohres der Vorniere Rabl zu, statt mir.

Zweitens sind die Quergefäße des Hinterrumpfes, wie P. Mayer schon richtig erkannt hat, im Gegensatz zu denen der Vorniere nicht segmental angeordnet.¹⁾ Ich habe dies seinerzeit (1888) bestätigt und muss heute meine damalige Angabe auf Grund erneuter Untersuchung für die ausgebildeten Endothelröhren aufrecht erhalten.

Und endlich treten die Quergefäße der Vorniere nach ihrem Abgang von der Aorta zwischen den Urwirbelstielen durch, während die kaudal folgenden medial von diesen Somitenabschnitten, zwischen ihnen und der Darmwand sich herabsenken.

So bleibt schliesslich, wenn man die Gefäße in ihrem fertigen Zustand in einem etwa der Textfig. D entsprechenden Stadium miteinander vergleicht, als übereinstimmendes Merkmal nur das eine übrig, dass sie beide ventrale Aortenäste sind, was nicht viel besagt. Man wird daher in Zukunft diese zwei Gruppen von Quergefäßen der Selachier streng auseinander halten müssen, indem man die einen Quergefäße der Vorniere, die anderen Quergefäße des Darms nennt.

Man versteht nun, dass den meisten Forschern, welche die Vornierenquergefäße anderer Wirbeltiere mit den Mayerschen „Darmgefäßen“ verglichen haben, eine Verfolgung jener Gefäße auf die Darmwand nicht oder nur in unbefriedigender Weise geglückt ist.

So gibt Hatta (1908) für *Petromyzon* ausdrücklich an, dass die Vornierenquergefäße sich nicht am Darm herabsenken und nicht einmal an ihn herantreten, mit Ausnahme des 6. = letzten, das die Wurzel der Art. mesenterica bildet.

Um hier zunächst die Amphibien anzuschliessen, verweise ich auf die Arbeit von Field (1891), in der für *Bombinator* mitgeteilt wird, dass es „gelegentlich so aussieht, als ob das Glomusgefäß nur der laterale Zweig“ eines Darmgefäßes sei, welches ein Stück weit ventral über den Glomus hinaus verfolgbar ist. v. Möllendorf (1911) beschreibt in bestimmter Form, ebenfalls bei *Bombinator*, einen Zusammenhang von Darmgefäßen mit dem Gefäßsinus des Glomerulus. Wie die Verbindung zustande kommt, geht aber aus seiner Darstellung nicht hervor, auch ist sie nur in seinen schematischen Textfiguren, nicht aber in den Originalbildern zu erkennen. Das Objekt ist offenbar für die Untersuchung junger Gefässanlagen schwierig.

Immerhin geht aus der Darstellung das eine hervor, dass in der Vornierengegend von Bombinator Darmquergefäße vielleicht zur Anlage kommen. Leider stehen damit die noch nicht veröffentlichten Befunde von Frl. Dr. Hartmann bei Siredon und Salamandra in Widerspruch. Trotz genauer Rekonstruktionen liessen sich hier im Vornierengebiet keine Darmquergefäße feststellen.

Eine beachtenswerte Angabe macht Brauer (1902) über das arterielle Vornierengefäßsystem von Hypogeophis mit den Worten: „auf etwas vorgerückteren Stadien der Ausbildung der Vorniere geht gleich hinter der Vorniere ventralwärts ein unpaares, anfangs schwaches Gefäß ab, welches dann, an der Wurzel des Mesenteriums angekommen, kranialwärts unter der Vorniere weiterzieht, auf dem Wege von den Glomeruli Zweige aufnimmt und dann weiter am Darm sich verzweigt“ (l. c. S. 114). Dieses Gefäß erinnert an das Längsgefäß der Selachiervorniere, und die Darmverästelung seines vorderen Endes an die Anlage der Dotterarterie. Aber segmentale Darmquergefäße, von welchen die intermetameren Glomerulararterien ausgehen, sind auch hier nicht nachgewiesen und wahrscheinlich nicht vorhanden, sonst wären sie einem so sorgfältigen Beobachter wie Brauer wohl kaum entgangen. Indessen fand v. Möllendorf (1911) an dem von Brauer untersuchten Semonschen Material von Hypogeophis am hintersten Vornierensegment wenigstens einen kurzen zipfelartigen Darmast der Aorta (l. c. Textfig. N).

Die Vornierengefäße des Ganoiden *Amia* und die der Forelle hat Felix (1906 und 1910) gerade mit Rücksicht auf die vorliegende Frage untersucht. Obwohl er in dem Bestreben, die Vornierenquergefäße der Cranioten auf die Kiemengefäße des *Amphioxus* zurückzuführen, bei diesen Objekten nach Vornieren-Darmgefäßen („viscero-ventralen Bogengefäßen“ im Bereich der Vorniere) gesucht hat, konnte er solche bei *Amia* nicht finden und bei der Forelle nur in Form eines einzigen Gefäßes, der Dotterarterie.

Hingegen gelang es ihm, solche bei Embryonen von Menschen festzustellen. Er sagt von ihnen, dass die mehr kopfwärts gelegenen Gefäße dieser Gruppe „nur rudimentär angelegt“ sind, „manchmal gar nicht mehr mit der Aorta in Verbindung“ stehen. „Die schwanzwärts gelegenen Bogen dieser Gruppe sind

besser entwickelt; sie versorgen an der Vorniere vorbeiziehend den Dottersack und bilden in seiner Wand zahlreiche Äste, die wahrscheinlich alle untereinander in netzförmiger Verbindung stehen“ (1910, S. 543). Die letzteren Gefässbogen dieser vergänglichen Gruppe sind durch eine Längskommisur verbunden. In ein ventrales Längsgefäß (Subintestinalis) scheinen sie nicht zu münden. Die Gefässe wären dafür auch zu kurz (vgl. l. c. Fig. 7). Auch sind sie ebenso wie die Gefässe einer sich anschliessenden kaudalen Gruppe, die den echten Darmquergefässen der Selachier entsprechen, nicht segmental. Und schliesslich ist nicht zu ersehen, ob diese Vornieren-Darmgefässe des Menschen wirklich Beziehungen zur Vorniere haben.

Jedenfalls aber ist durch Felix bei menschlichen Embryonen gezeigt worden, dass in der Vornierenregion eine Gruppe von Darmgefässen überhaupt vorkommt. Dies ist an sich schon eine für die Auffassung der Wirbeltierquergefässe sehr beachtenswerte Tatsache. Sie würde bedeuten, dass beim Menschen allgemein primitive Verhältnisse der Quergefässe vorliegen, wie dies auch Felix ausspricht, — allerdings nur unter der Voraussetzung, dass bei Selachiern oder doch bei irgend einer anderen niederen Vertebratenform solche „Vornieren-Darmgefässe“ wirklich existieren. Ist dies nicht der Fall, dann bliebe als Anknüpfungspunkt nur der *Amphioxus* mit seinen glomerulusbildenden Kiemengefässen. Eine Brücke von ihm zum Menschen über alle übrigen Wirbeltiere weg zu schlagen, wäre aber ein etwas kühnes Unterfangen, um so mehr, als die Homologie seiner Niere mit der Vertebratenvorniere keineswegs sichersteht. Boveri selbst (1890, 1892) hat seinen Vergleich, wie bekannt, hauptsächlich auf die Gefässverhältnisse der Selachiovorniere gestützt, indem er von der Voraussetzung ausging, dass hier den Kiemengefässen des *Amphioxus* gleichwertige glomerulusbildende Darmquergefässe vorhanden seien, die von der Aorta zur Subintestinalis durchlaufen. Trifft das letztere nicht zu, so ist der Boverischen Homologisierung der Gefässe der Boden entzogen.

Unter diesen Umständen scheint es mir am Platze, schon hier einige neuere Beobachtungen über die Entwicklung der Vornierengefässe von *Torpedo* einzuflechten, die ich aus meiner umfassenden, noch nicht publizierten Gefässarbeit herausgreife.

Schon während der ersten Anlage des Vornierengefäßes zeigt sich, wie die Textfig. C erkennen lässt, dass das in Entstehung begriffene Endothelrohr sich an mehreren (in der Figur drei) Stellen ventral auszieht in Zipfel (Dg.), die sich an der seitlichen Darmwand herabsenken. Diese kurzen Darmäste werden ventral noch verlängert durch Gefäßzellengruppen. Die letzteren, in der Figur punktiert angegeben, bilden Teile eines an der

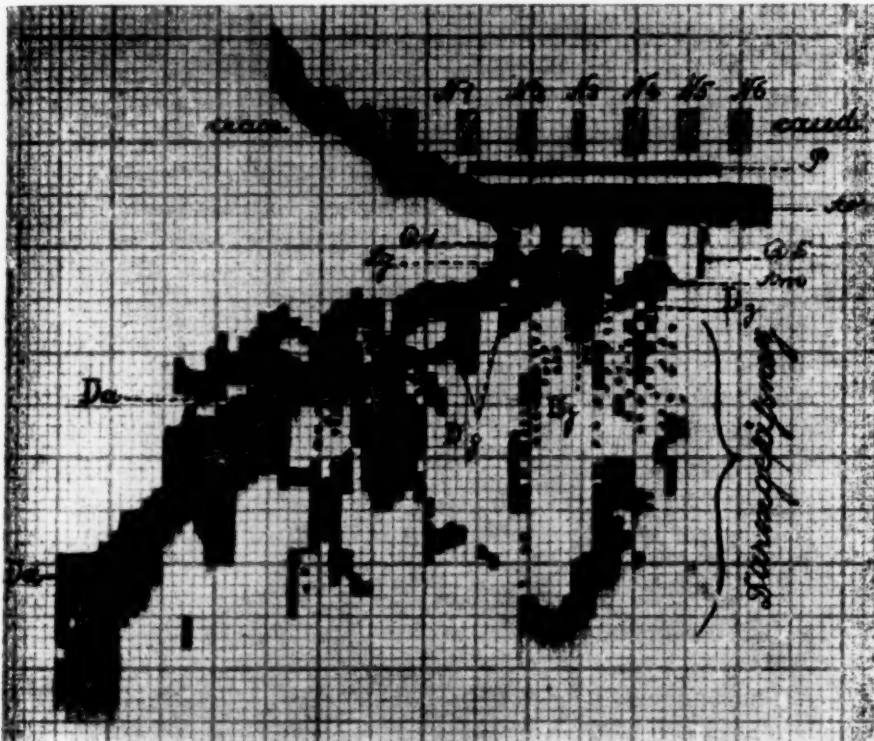


Fig. F.

Gefäßanlagen der rechten Vornierengegend eines Torpedoembryo, der seiner Entwicklung nach zwischen denjenigen der Figuren C und D steht. 5 Visceralsäckchen, zweite weit eröffnet, dritte links offen, rechts nur zum Teil. 34 Rumpfsomiten. Graphische Rekonstruktion, linke Seitenansicht. Am Art. mesenterica, Ao Aorta, Da Dotterarterie, Dz u. Dg Darmzipfel des Vornierenlängsgefäßes, Lg Vornierenlängsgefäß, N Nephrotom, P Längsausdehnung der Vorniere, Q₁—Q₃ Quer Gefäße der Vorniere, Gefäßzellengruppen punktiert.

seitlichen Darmwand sich ausbreitenden Gefässzellennetzes. In einer noch etwas jüngeren Entwicklungsphase, in der das Endothelrohr des Längsgefässes nur über ein Drittel von der Länge des abgebildeten fertiggestellt ist, zieht es sich ebenfalls schon ventral in einen Darmzipfel aus.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass das Vornierenlängsgefäss gleich in seiner ersten Anlage in Verbindung mit kurzen Darmästchen auftritt. Es stellt zuerst eine Längskommissur dieser letzteren dar, die sich sodann mit den Quergefässen der Vorniere verbindet.

In diesem Zustand finden wir das Längsgefäss in der bestehenden Textfig. F, welche ihrer Entwicklung nach zwischen Fig. C und D einzuschalten ist. Hier sind dorsal von der Längsarterie fünf Vornierenquergefässe aufgetreten, von denen die drei kranialen bereits die Verbindung mit der Aorta herstellen. Ventral zieht sich das Längsgefäss in drei, oder wenn man den unter dem kranialen Ende der Vorniere gelegenen mithinzurechnet, in vier Darmzipfel (Dg u. Dz) aus. Nur der kaudale liegt direkt unter einem Vornierenquergefäss, so dass man ihn als seine ventrale Fortsetzung betrachten könnte. Für die vorhergehenden liesse sich ein Zusammenhang mit den Vornierenquergefässen nur so konstruieren, dass man die Verbindung in schräg kranial absteigender Richtung zieht. Doch kann dieses Lageverhältnis auch ein zufälliges sein, denn ich habe für dieses Entwicklungsstadium nur den einen in Fig. F abgebildeten Embryo zur Verfügung.

Instruktiv für die Entstehung dieses Gefäßsystems ist der kaudale Endabschnitt desselben (unterhalb N₄ und N₅ in Fig. F). Sein Anschluss an das übrige Längsgefäss ist, wie seine dünne Verbindung nach links zeigt, noch unfertig und doch zieht er sich nicht nur dorsal in ein Vornierenquergefäss, sondern auch ventral gegen den Darm zu aus. Es ergibt sich hieraus, dass das Primäre hier die Anlage eines Vornierendarmgefässes ist, die durch eine Längsanastomose sich mit der Nachbaranlage zum Längsgefäss verbindet.

Das Gefässnetz, das sich an der seitlichen Darmwand herabsenkt, ist in Fig. F weiter ausgebildet als in Textfig. C. Es sind an Stelle der Zellennetze schon grossenteils Endothelröhren entstanden, unter denen die nach Art der Darmquergefässe ab-

steigenden Züge überwiegen. Besonders kräftig ist der kraniale Abschnitt dieses Netzes, der im Begriff steht, sich in das an der Darmwand schräg cranial absteigende Stück der Dotterarterie umzudifferenzieren. Die bekannte Entwicklung von Gefäßstämmen aus netzförmigen Anlagen tritt — nebenbei bemerkt — hier deutlich hervor, wenn man diesen Dotterarterienabschnitt mit dem des älteren Embryos der Textfig. D vergleicht. In der letzteren Abbildung sind die Darmäste des Vornierenlängsgefäßes nur in Form von Stümpfen dargestellt, weil das anschließende Netz hier nicht mit in die Rekonstruktion aufgenommen wurde. Ich füge deshalb in Textfig. G die Rekonstruktion eines zweiten genau gleichaltrigen Embryos bei (Torp. 54). Das den absteigenden Teil der Dotterarterie kaudal fortsetzende Darmgefäßnetz wird hier von oben her, d. h. von dem aus dem Vornierenlängsgefäß entstandenen Anfangsstück der Dotterarterie durch drei absteigende Züge gespeist. Diese letzteren erinnern

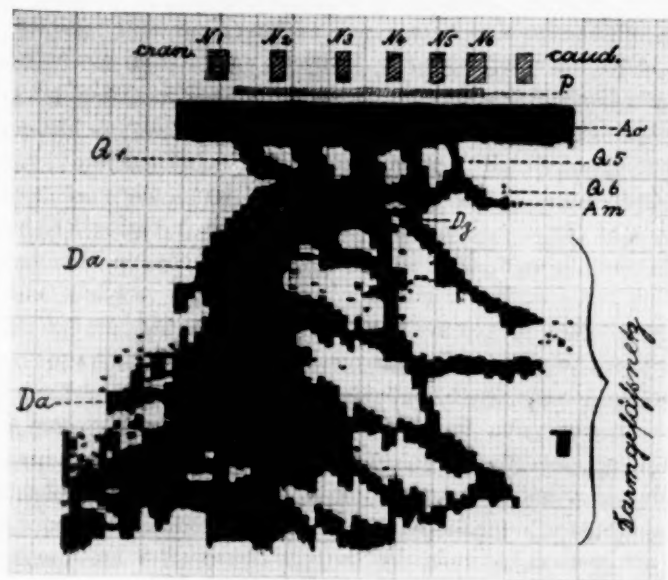


Fig. G.

Gefäßanlagen der rechten Vornierengegend eines Torpedoembryos, welcher dem der Fig. D genau gleichaltrig ist (Torp. 54). Methode der Darstellung und Figurenbezeichnung wie bei Fig. D.

noch in ihrer Verlaufsrichtung an die Darmquergefässanlagen der Fig. F. Auch in den Querschnitten der Fig. 21—23 und 25 sind solche absteigende Darmgefässzipfel als engere ventrale Fortsätze der Dotterarterie getroffen.

In späterer Zeit, wenn die Vornierenquergefässe sich rückgebildet haben, ist von dem ventral von ihnen gelegenen Teil des Darmgefässnetzes nur mehr wenig zu sehen, wie Textfig. E zeigt. Das Netz ist aber inzwischen nicht etwa völlig verloren gegangen, sondern für die Weiterentwicklung der Dotterarterie verwendet worden. Das weite, in Fig. E trichterförmige, Anfangsstück der Arterie ist aus ihm hervorgegangen, und die aus den Figuren ersichtliche Rückwärtsverlagerung des zum Dotter absteigenden Gefässes, die mit einer gleichsinnigen Verschiebung der vorderen Darmpforte Hand in Hand abläuft, geht — wenigstens in der bisherigen Entwicklungsperiode — im wesentlichen dadurch vor sich, dass successive kraniale Teile des Gefässes veröden, während es sich gleichzeitig in kaudaler Richtung auf Kosten des Netzes neu aufbaut.

Noch in einer anderen Hinsicht ergibt sich nach meinen neueren Beobachtungen eine Übereinstimmung zwischen den Quergefässen der Vornierengegend und den kaudal sich anschliessenden Darmgefässen des Hinterrumpfes. Untersucht man die letzteren zur Zeit ihres ersten Auftretens, wenn sie noch solide Zellenstränge sind oder hohl zu werden anfangen, dann erkennt man, dass sie in der überwiegenden Mehrzahl im Bereich ihres dorsalen, mit der Aortenanlage verbundenen, Ursprungsstückes intermetamer sind. Ventralwärts verwischt sich diese Anordnung, indem die Gefässe unter sich zu bogenförmigen Anastomosen konfluieren. Dieses Verhalten kann man schon an sagittalen Längsschnitten erkennen, welche eine Übersicht über eine Anzahl solcher Gefässanlagen geben, während es auf den gewöhnlich untersuchten Querschnitten der Beobachtung entgeht. Später, wenn diese Darmquergefässe sich mächtig ausdehnen und mit weiten Lakunen die seitliche Darmwand umspinnen, ist ihre ursprüngliche Metamerie vollständig verwischt. In diesem letzteren Zustand sind sie früher von P. Mayer und darauf von mir untersucht und von uns beiden als nicht segmental erklärt worden.

So bleibt, wenn wir von dem Auftreten eines Vornieren-

längsgefäßes zunächst absehen,¹⁾ als einziges Unterscheidungsmerkmal der Quergefäße beider Rumpfreionen nur ihre verschiedene Lage zu den Urwirbelstielen. Das scheint mir aber kein prinzipieller Unterschied zu sein. Die Vornierenquergefäße brauchen bei ihrem Abgang von der Aorta nur eine etwas mehr laterale Richtung einzuschlagen, dann werden sie zwischen den Urwirbelstielen statt medial von ihnen zum Darm herabtreten. Eine solche Ablenkung ihres Verlaufs lässt sich ungewungen aus ihren Beziehungen zu der lateral von ihnen gelegenen Vorniere ableiten.

Hieraus ergibt sich, dass in der Vornierengegend von Torpedo wie im übrigen Rumpf Darmquergefäße angelegt werden, deren dorsaler Abschnitt durch Beziehungen zur Vorniere modifiziert erscheint. Dieser Abschnitt sind die „Vornierengefäße“.

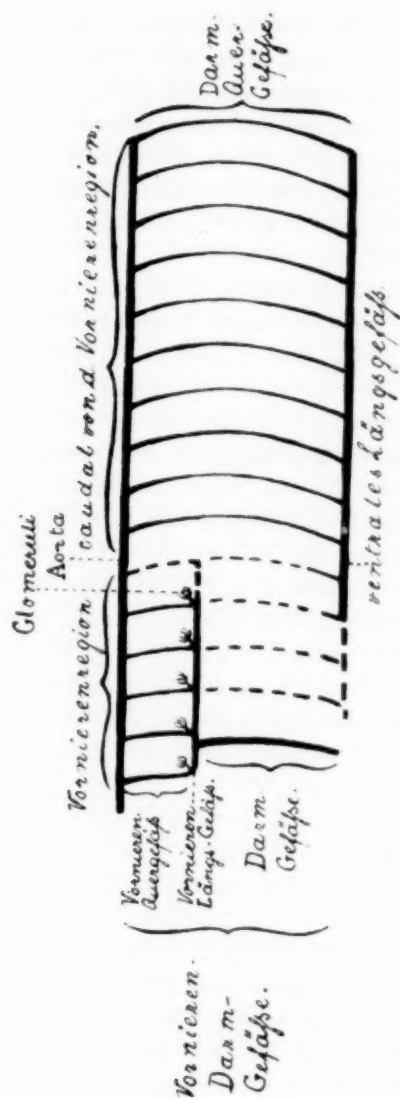
Damit ist es nun möglich, auf Grund von feststehenden Tatsachen „Vornierendarmgefäße“ bei Selachiern anzunehmen, diese mit den glomerulusbildenden Kiemengefäßen des Amphioxus zu vergleichen und auch die beim Menschen von Felix gefundenen Gefäßverhältnisse der Vornierenregion an diejenigen niederer Cranioten anzuknüpfen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sich noch bei anderen Wirbeltieren durch genauere Untersuchung der etwas schwer zu verfolgenden frühesten Gefäßanlagen entsprechende Befunde werden feststellen lassen.

In der beistehenden Textfig. H gebe ich für die rechtsseitigen Quergefäße von Torpedo ein Schema in der von Felix (1906, 1910) für Selachier und andere Wirbeltiere gewählten übersichtlichen Form. —

Was nun die rechtsseitigen Glomeruli selbst anlangt, so zeigen sie auf Querschnitten eine Übereinstimmung mit den als laterale Bucht der Splanchnopleura auftretenden jungen Glomerularanlagen von Urodelen und Anuren, insofern als auch diese als Mesodermfalten erscheinen, die von einer der Vorniere

¹⁾ Von dem ventralen Längsgefäß, in welches die Vornierendarmgefäße einmünden sollten, muss ich hier ganz absehen, da dieser Gegenstand nicht in Kürze erledigt werden kann. Er wird in meiner Gefäßarbeit eingehend behandelt.

Figur H.



Schema der Quergefäße des Rumpfes von Torpedo. Rechte Seite.

gegenüberliegenden Stelle der Splanchnopleura in lateraler Richtung gegen die Vornierenostien zu vordringen.¹⁾ Von den sonst bekannten äusseren Glomeruli, denen des Petromyzon und der Amnioten, unterscheiden sie sich äusserlich dadurch, dass sie nicht frei von oben in die Leibeshöhle herabhängen. Es wurde oben dargelegt, dass dieser Unterschied dadurch bedingt ist, dass sie der weiten Dotterarterie seitlich aufsitzen und dass man sie von den linksseitigen Glomeruli von Torpedo und damit auch von denen der letztgenannten Vertebraten ableiten kann, wenn man sie sich von dieser Verbindung abgetrennt denkt. Ihre Zellenwucherungen wenigstens — nicht die Gefässbuchten — senken sich dann ebenso wie dort von der Wand der Urwirbelstiele neben der Vorniere nach abwärts. Und zwar treten sie weiter herunter als die linken Glomeruli, so dass sie die Colommündungen der Vorniere erreichen und in diese eindringen. Da bei den übrigen Wirbeltieren — mit einer einzigen, gleich zu besprechenden Ausnahme — ein dem Vornierenstück der Dotterarterie entsprechender weiter Gefässraum wie in der rechten Glomerularregion von Torpedo nicht existiert, so kommt bei keinem dieser Objekte eine Glomerulusanordnung zustande, die in allen Einzelheiten mit der rechtsseitigen von Torpedo vergleichbar ist.

Das einzige Objekt, bei welchem bis jetzt ein Gefässverhalten gefunden wurde, welches sich demjenigen der rechten Vornierengegend von Torpedo an die Seite stellen lässt, sind die Teleostier. In seinen „Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden“ beschreibt Felix (1897) ein den Glomerulus in seiner Längsrichtung durchsetzendes Gefäss, das er als „Eigengefäss des Glomerulus“, später im Hertwigschen Handbuch als „Glomerularabschnitt der A. mesenterica“ bezeichnet.

¹⁾ Gegen diesen Vergleich, den ich schon früher (1888) gezogen habe, wendet sich C. Rabl, indem er die Übereinstimmung mit dem Vornierenglomerulus der Amphibien, „den wohl jeder aus eigener Anschauung kennt“, in Abrede stellt. Ich bemerke, dass ich damals nicht den Amphibienglomerulus, „den jeder aus eigener Anschauung kennt, zum Vergleich herangezogen habe“, sondern die Querschnitte ganz junger Glomerulusanlagen von Rana, welche Fürbinger (1878, Fig. 2 u. 3) abgebildet hat. Man vergleiche diese Bilder mit den meinen und man wird die Übereinstimmung herausfinden.

In untenstehender Textfig. I ist eine Abbildung von Felix wiedergegeben, welche dieses Gebilde zusammen mit dem übrigen arteriellen Gefäßapparat der Vorniere der Forelle auf dem Höhepunkt seiner Ausbildung zeigt. Der mächtig ausgeweitete Gefäßsack wird durch vier bis fünf Aortenäste gespeist, von denen der kraniale stärkste und zuerst aufgetretene („Hauptafferens“, „primäre Wurzel der A. mesent.“) schräg von vorn und oben in ihn eindringt, während drei bis vier später erschienene ganz kurze Ästchen („Nebenafferentia“, „Nebenwurzeln der A. mesent.“) senkrecht von oben sich in ihn einsenken.

Die Ähnlichkeit dieser Bildung mit dem weiten Vornierenabschnitt der *Art. vitellina* von *Torpedo* und deren Quergefäßen fällt in die Augen, wie eine Vergleichung mit dem in Fig. K abgebildeten Plattenmodell des voll entwickelten Vornierengefäßsystems von *Torpedo* zeigt.

Dass die „Nebenwurzeln“ bei der Forelle, die Felix als „sehr regelmässig“ angeordnet bezeichnet, den intermetameren Vornierenquergefäßen von *Torpedo* vergleichbar sind, bedarf keiner weiteren Begründung. Sie unterscheiden sich von ihnen nur durch ihre geringere Stärke, was sich damit erklärt, dass der Hauptzufluss zum sackartig ausgedehnten Längsgefäß durch die weite

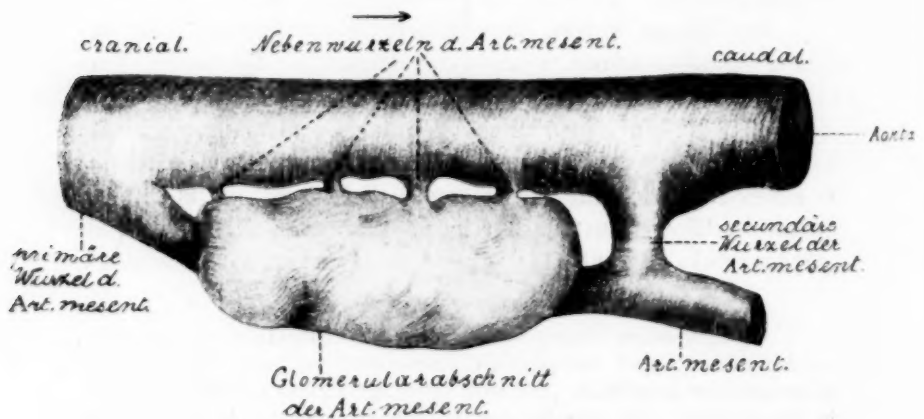


Fig. I.

Rekonstruktion der Gefäße der Vornierengegend eines Forellenembryo vom 54. Tage. Nach Felix (Anat. Hefte Bd. VIII). Die Bezeichnungen zum Teil nach der Kopie im Hertwigschen Handbuch (Bd. 3, Fig. 75).

„primäre Wurzel“ geschieht. Diese letztere entspricht offenbar dem ersten Quergefäß von Torpedo, welches, wenn vollständig ausgebildet (Fig. D u. G), ebenfalls schräg kaudal zum Vorderende des Gefäßsackes absteigt, im Gegensatz zu den folgenden senkrecht verlaufenden Quergefäßen.

Störend für die Vergleichung wirkt auf den ersten Blick der Umstand, dass der Gefäßsack bei Torpedo an seinem vorderen Ende sich in das am Darm absteigende Stück der Dotterarterie fortsetzt. Aber auch bei Salmo fehlt ein entsprechender Gefäßabschnitt nicht, wenn er auch in der beistehenden Figur nicht wiedergegeben ist. In seiner letzten über diesen Gegenstand publizierten Arbeit teilt Felix (1910) mit, dass eines der

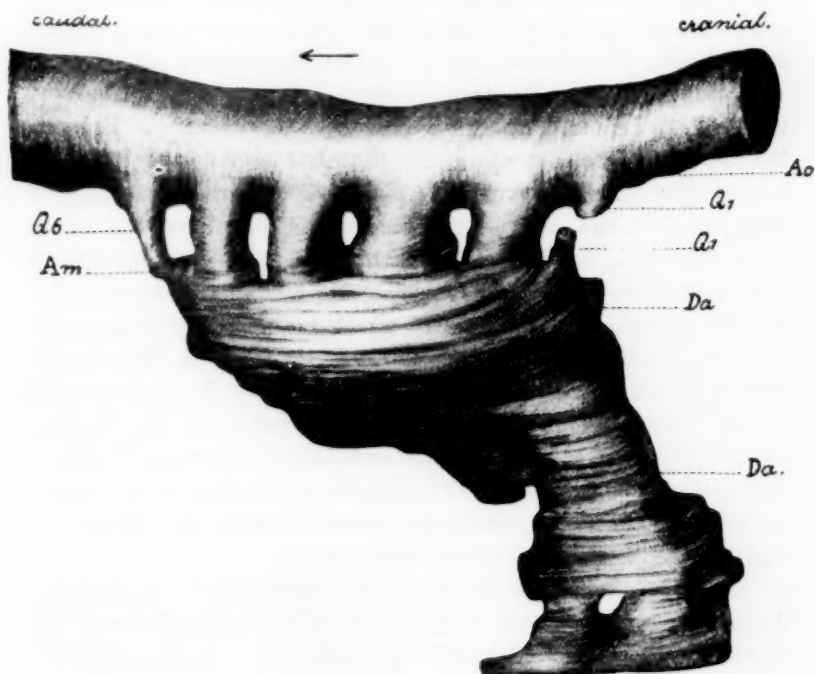


Fig. K.

Plattenmodell der Gefäße der rechten Vornierengegend eines Torpedoembryo mit 5 Visceralsäckchen, zweite und dritte eröffnet, erste und vierte unmittelbar vor dem Durchbruch. 46 Urwirbel, davon 41 Rumpfsomiten. Von der rechten Seite gesehen. Am A. mesenter., Ao Aorta, Da Dotterarterie, Q₁ — Q₆ Vornierenquergefäße.

von der Aorta kommenden Quergefäße durch das Wundernetz des Horizontalgefäßes hindurchtritt und an der Darmwand herab zur *V. subintestinalis* verläuft. Dieses Gefäß vergleicht er selbst der *Art. vitellina* der Selachier. Aus dem dort beigegebenen Schema (l. c. Fig. 5) ist zu entnehmen, dass das Gefäß viel schwächer ist als bei *Torpedo* und weiter kaudal das Wundernetz durchsetzt. Mit Rücksicht auf die spätere Rückwärtsverlagerung der Dotterarterie von *Torpedo*, die unter Einverleibung kaudal anschliessender Darmgefäße geschieht, ist es gestattet, das absteigende Stück der Dotterarterie von *Torpedo* der „*Art. vitellina*“ der Forelle gleichzustellen. So besteht der Unterschied nur darin, dass bei erstem Objekt dieser Gefäßabschnitt die Hauptabflussbahn des Vornierenstückes bildet, während er bei *Salmo* in der Entwicklung zurückbleibt.

Das Verhalten des Horizontalgefäßes an seinem kaudalen Ende bietet eine weitere Stütze für die Vergleichung. Bei der Forelle setzt sich, wie die Textfig. J zeigt, der weite Sack kaudal in ein zwar kräftiges, aber doch erheblich engeres Rohr, die *Art. mesenterica*, fort. Dieses bildet somit — allerdings nur eine Zeitlang — das Anfangsstück der genannten Darmarterie, so dass es Felix als „Glomerularabschnitt“ derselben bezeichnen durfte. In einem Stadium, das jünger ist, als das hier abgebildete, stellt es sogar die einzige Wurzel der *Art. mesenterica* dar (vgl. Felix, l. c., Textfig. 7). Später setzt es sich mit der Aorta durch eine kurze, sich ausweitende Anastomose in direkte Verbindung. Dieses in beistehender Textfigur als „sekundäre Wurzel“ bezeichnete Gefäß wird später, wenn der „Glomerularabschnitt“ zugrunde geht, zur definitiven und einzigen Wurzel der *A. mesenterica*.

Vergleichen wir damit die Gefäßverhältnisse von *Torpedo*. Auch hier setzt sich das weite Vornierenstück der Dotterarterie kaudal in ein erheblich engeres Rohrstück fort, welches als Überrest des ursprünglichen Längsgefäßes, wie oben beschrieben, im Spiralwulst des Darms liegt (vgl. Taf. XXIV Fig. 26—28). Es ist in den Rekonstruktionsfiguren D, F und G in ganzer Länge zu sehen und mit A. m bezeichnet. An dem Plattenmodell der Fig. K ist es sehr kurz und steht mit dem letzten Quergefäß in offener Verbindung. Dieses Gefäß wurde schon von C. Rabl bei *Pristi-*

urus in der gleichen Lage gesehen und abgebildet und als *Art. mesenterica* angesprochen (l. c. S. 654 und Taf. XIV, Fig. 4). Ob es bei *Torpedo* dauernd als Wurzel dieser Arterie erhalten bleibt, habe ich nicht verfolgt, aber es stellt jedenfalls die früheste Anlage der *A. mesenterica* dar. Auch zwischen ihm und der Aorta wird eine Anastomose vorübergehend hergestellt oder wenigstens angebahnt durch ein sechstes bzw. fünftes Vornierenquergefäß, eine Verbindung, die der „sekundären Wurzel“ der *Art. mesent.* von *Salmo* entspricht. Die letztere liegt zwar hinter dem Glomerulus, aber sie setzt die Reihe der Vornierenquergefäße unmittelbar fort, so dass wir sie mit einem rudimentären kaudalen Vornierenquergefäß von *Torpedo* vergleichen dürfen. Bei beiden Objekten mündet das fragliche Quergefäß in das Längsgefäß, kaudal von dessen sackartig erweitertem Abschnitt ein.

Dieses Ursprungsverhältnis der *A. mesenterica* scheint eine allgemeine Verbreitung zu besitzen. So berichtet Hatta (1908), dass bei *Petromyzon* das letzte — hier ebenfalls hinter dem letzten und sechsten Nephrotom gelegene — Quergefäß der Vorniere auf der rechten Seite zur Wurzel der *Art. mesenterica* wird, während das linke Gefäß früh obliteriert. Eingehender beschäftigt sich v. Möllendorf (1911) mit diesem Verhalten bei *Bombinator*. Er leitet die *Art. coeliaco mesenterica* von einer unter der Aorta gelegenen Längsanastomose ab, die im Bereich des Vornierenglomerulus die Darmgefäße verbindet und hinter demselben der genannten Darmarterie den Ursprung gibt, also einem Gefäß, das dem Vornierenlängsgefäß von *Torpedo* entspricht. Ferner lässt Greil bei *Ceratodus*, wie aus den Abbildungen seiner Plattenmodelle klar ersichtlich ist, die *Art. coeliaco mesenterica* aus dem Gefäßnetz des Glomerulus entspringen.

Als weiteres wesentliches Argument für die vorgetragene Auffassung ist schliesslich die gleiche Entwicklungsweise des Längsgefäßes bei *Torpedo* und *Salmo* anzuführen. Aus der Darstellung von Felix (1897) geht hervor, dass der „Glomerularabschnitt der *A. mesenterica*“ selbständig, d. h. ohne primären Zusammenhang mit der Aorta entsteht. Das Gleiche gilt für das Vornierenlängsgefäß von *Torpedo*. Ferner tritt es an derselben Stelle auf wie dieses, nämlich ventral von der Aorta zwischen dem dorsalen Umfang der Darmwand und der ihm anliegenden Splanchnopleura, was aus dem Querschnittsbild der Taf. 35, Fig. 7 von Felix

zu erkennen ist. Die entsprechenden Querschnitte von *Torpedo* werden in meiner Gefässarbeit abgebildet. Ob die später erfolgende Verbindung mit der Aorta durch Quergefässe in genau der gleichen Weise erfolgt, wie bei *Torpedo*, nämlich durch Vereinigung je eines dorsalen und ventralen Anlagestückes, ist für die Forelle nicht ermittelt. Nur für das kraniale Quergefäss ist ein Entwicklungsstadium (l. c. Textfig. 6 A) dargestellt, welches dafür spricht, dass dem ventro-kaudal herabwachsenden Aortenast eine kurze Ausbuchtung des Längsgefässes entgegenstrebt.

Der Umstand, dass der verglichene Gefässapparat bei der Forelle paarig sich anlegt, bei *Torpedo* nur auf der rechten Seite, bietet für die Ableitung desselben aus einer gemeinsamen Wurzel kein Hindernis. Auf diesen Punkt werde ich bei Vergleichung der rechtsseitigen Gefässe von *Torpedo* mit den linken noch zurückkommen.

So gelangen wir zu dem Schluss, dass das sackartige erweiterte Vornierenstück der *Arteria mesenterica* von der Forelle, ihr „Glomerularabschnitt“ dem ebenfalls ausgebuchteten Vornierenabschnitt der Dotterarterie von *Torpedo* entspricht. Der hauptsächliche und in die Augen fallende Unterschied zwischen beiden Gebilden ist sekundärer Art. Er besteht darin, dass von zwei in der Anlage vorhandenen Abflussbahnen des Längsgefässes: bei der Forelle die eine, nämlich die kaudale, in die *Art. mesenterica* führende, zur Ausbildung gelangt, bei *Torpedo* hingegen die andere, die an der seitlichen Darmwand zum Dotter hinabführt, die Bahn in die Dotterarterie. Dadurch erscheint das Gefäss beim Teleostier als Anfangsstück der *Art. mesenterica*, beim Selachier als solches der *Art. vitellina*.

In beiden Fällen wird das Gefäss zu Glomerularbildungen benutzt. Bei der Forelle wird es durch Umwachsung von Seite einer Vornierenkammer zu einem inneren Glomerulus, bei *Torpedo* liefert es frei in die Leibeshöhle vorragende äussere Glomeruli. Dass dieser Unterschied kein wesentlicher ist, geht aus den Darlegungen S. 417 hervor. Ferner wird bei der Forelle der Gefässsack in toto in einen Glomerulus umgestaltet, während bei *Torpedo* nur kleine Glomerularbuchten an seiner lateralen Wand auftreten. Aber auch bei der Forelle beginnt die Umwandlung

des Gefäßes in einen Glomerulus damit, dass es „Ausbuchtungen“ treibt, nur treten diese an seiner ganzen Wand auf, die sich danach mitsamt den Buchten „fältelt“ (Felix). Diese letztere Stufe zur Umbildung in einen Glomerulus erreicht das Gefäß bei Selachiern nicht, möglicherweise aber nur deshalb nicht, weil die Vorniere auf früher Entwicklungsstufe stehen bleibt. Jedenfalls ist es eine auffallende Tatsache, dass hier das Anfangsstück der Dotterarterie sich zur Zeit der Vornierenentwicklung, wie bei den Teleostiern, zu einem weiten Sack ausgedehnt,¹⁾ der dann mit dem Schwund der Vorniere sich wieder zurückbildet. Ich wüsste für diese auffallende Erscheinung keine andere Erklärung, als dass bei den mit funktionierender Vorniere ausgestatteten Vorfahren der heutigen Selachier der Gefäßraum, wie jetzt noch bei den Teleostiern, als Filtrationsapparat jener Vorniere gedient hat. Ja, es ist nicht einmal ausgeschlossen, dass die Einrichtung auch jetzt noch bei unseren Embryonen von Torpedo, wo sie zu so mächtiger Entwicklung gelangt, in diesem Sinne tätig ist. Dann würde der Vornierenapparat der Torpedoembryonen trotz der rudimentären Beschaffenheit seines Drüsenanteils nicht ganz funktionslos sein.

Über den phylogenetischen Zusammenhang der beiden miteinander verglichenen Bildungen lassen sich nur Mutmassungen aufstellen. Es sind hier zwei Möglichkeiten gegeben. Entweder ist dieser Filtrationsapparat schon bei gemeinsamen Vorfahren der Selachier und Ganoiden ausgebildet gewesen und wurde von den letzteren auf die Teleostier übertragen. In diesem Fall müssten ihm die rezenten Ganoiden, die ihn, soweit sie bis jetzt untersucht sind, nicht besitzen, wieder verloren haben. Oder es ist von der gemeinsamen Stammform nur das einfache Längsgefäß der Vorniere vererbt worden, in der einen Richtung auf Ganoiden und Teleostier, in der anderen auf die Selachier und hat sich dann in jeder der zwei letzteren Gruppen selbständig zu einem Glomerulusack erweitert. In diesem Falle bestünde streng genommen keine genetische Homologie der beiden Glomerulussäcke, sondern nur

¹⁾ Ich bemerke, dass auch die Aorta im Bereich des Vornienstückes der Dotterarterie, namentlich in ihrem Querdurchmesser, beträchtlich erweitert ist, was mit dem Verhalten bei anderen Objekten, z. B. beim Hühnchen (Felix), übereinstimmt.

eine solche der Vornierengefäße, des Längsgefäßes, sowie der Quergefäße. —

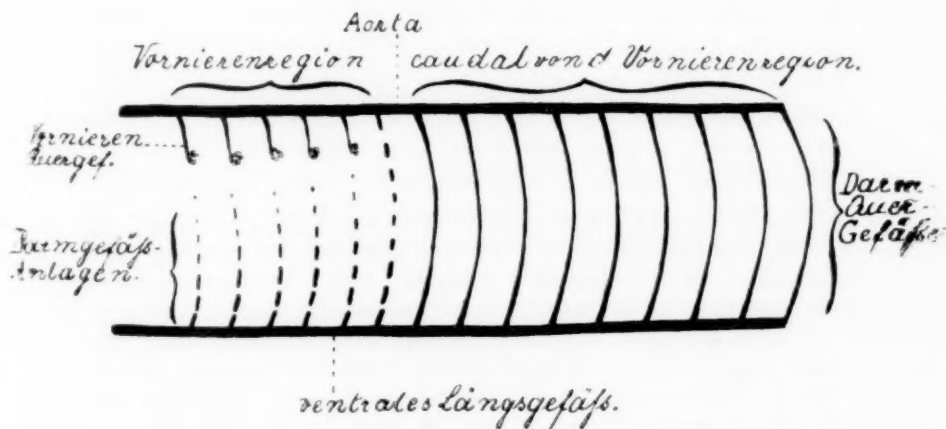
Was das Längsgefäß der Vorniere selbst anlangt, so scheint dieses bei den Anamniern ziemlich weit verbreitet vorzukommen. Ausser bei den Selachiern, den Teleostiern und dem Ganoiden *Amia* (Felix) ist diese Längsanastomose der Vornierenquergefäße noch bei *Ceratodus* und Amphibien gefunden worden. Bei *Ceratodus* schliesst sie, wie ich einem Rekonstruktionsbild von Greil entnehme, ein durch kurze Aortenäste gebildetes Anastomosennetz ventral ab. Für *Bombinator* beschreibt v. Möllendorf eine Längsanastomose seiner oben erwähnten, im Bereich des Vornierenglomerulus gelegenen Darmgefäße, die ich allerdings in seinen Abbildungen kaum erkennen kann. Sehr deutlich sind dagegen an den demnächst zu publizierenden Rekonstruktionen von Frl. Dr. Hartmann beim *Axolotl* und *Salamander* die beiden hier vorhandenen Vornierenquergefäße zu einer bogenförmigen Anastomose verbunden. Nur bei *Myxinoideen* und *Petromyzonten* ist meines Wissens ein solches Längsgefäß bis jetzt nicht beschrieben worden. Dass es auch bei *Amnioten*, wenn auch rudimentär, vorkommt, geht aus den oben zitierten Beobachtungen von Felix an menschlichen Embryonen hervor.

Felix leitet dieses Gefäß von einer Längsanastomose ab, die schon die Glomeruli des *Amphioxus* verbinden soll. In diesem Punkt muss ich aber dem um die Glomeruluserforschung so verdienten Autor widersprechen. Boveri (1892) hebt ausdrücklich hervor, dass das von Spengel beschriebene Längsgefäß des Kiemendarms nicht existiert. Nur ein einziges Mal hat er zwischen zwei Glomeruli eine horizontale Anastomose auf einem Flächenpräparat „andeutungsweise konstatieren können“. Man mag nun die *Amphioxus*nieren mit der Vorniere der *Kranioten* homologisieren oder nicht, keinesfalls ist man demnach berechtigt, das Vornierenlängsgefäß der *Kranioten* von *amphioxus*-artigen Glomerulargefäßen abzuleiten, es stellt vielmehr einen Neuerwerb der *Anamnier* dar. Die Ausbildung dieser Anastomose steht vermutlich in Zusammenhang mit der bei den Wirbeltieren auftretenden Neigung der Vornierenglomeruli zur Verschmelzung.

Diese Frage führt uns zu einer Besprechung des asym-

metrischen Verhaltens der beiderseitigen Vornierengefäße von Torpedo. Man könnte nach der eben dargelegten Auffassung versucht sein, anzunehmen, dass die linken Vornierengefäße der Selachier, für die ich in beistehender Fig. L ein der Fig. H entsprechendes Schema gebe, ein primitiveres Verhalten zeigen als die rechten, weil sie aus unverbundenen segmentalen Quergefäßen bestehen. Ventral von ihnen kommen Darmquergefäße zwar in geringerem Grade als rechts zur Anlage und ohne jede Verbindung mit den Vornierengefäßen, aber sie sind doch immerhin vorhanden. So könnte man versucht sein, in den linken Vornierengefäßen die ursprünglicheren und reiner erhaltenen Abkömmlinge von amphioxusartigen Vornierenkiemengefäßen zu erblicken und anzunehmen, dass die rechtsseitigen Quergefäße ihre Längsverbindung sekundär, etwa durch die Ausbildung der Dotterarterie auf dieser Seite erworben haben. Dem steht jedoch die Erwägung entgegen, dass die Längsanastomose bei allen übrigen Wirbeltieren, bei denen sie bisher gefunden wurde, auf beiden Seiten vorhanden ist. Dass die Selachier allein hierin eine Ausnahme gemacht haben sollen, wäre eine durch nichts begründete Annahme. Man muss vielmehr davon ausgehen, dass

Figur L.



Schema der Quergefäße des Rumpfes von Torpedo, linke Seite.

auch hier das Gefäß ursprünglich in paariger Anordnung vorhanden war, und bei den heutigen Formen nur deshalb asymmetrisch zur Anlage kommt, weil es links in Zusammenhang mit der Rückbildung der Vorniere und ihrer Quergefäße verloren gegangen ist, während es sich rechts deshalb erhalten konnte, weil es hier mitsamt den Quergefäßen für den Aufbau eines für die ganze Embryonalzeit persistierenden und funktionierenden Gefäßes, der Dotterarterie, verwendet wird. —

Im Vorstehenden wurden nur die arteriellen Vornierengefäße berücksichtigt und die venösen Abflussbahnen, die bei den übrigen Wirbeltieren in die Kardinalvenen sich ergießen, vernachlässigt. Es geschah dies deshalb, weil bei Torpedo bis zu der Zeit, in welcher die Vorniere und ihre Arterien den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben, Beziehungen dieser Anlagen zur Kardinalvene nicht existieren. Die hintere Kardinalvene selbst ist in dieser Entwicklungsperiode noch durchaus unausgebildet. Die fehlende Verbindung mit der Kardinalvene ist für C. Rabl der Hauptgrund gewesen zu seiner apodiktischen Ablehnung der von mir früher beschriebenen Glomeruli der Torpedovorniere. Er sagt, von einem Glomerulus „ist doch zum allermindesten zu verlangen, dass er eine Gefäßschlinge enthalte, die von der Aorta zur hinteren Kardinalvene führt“¹⁾. Rabl übersieht hier die bekannte und von ihm selbst an anderer Stelle auch betonte Tatsache, dass die Vorniere der Selachier in hohem Maße rudimentär ist. Man darf daher nicht verlangen, dass die Gefäßversorgung ihrer Glomeruli sich vollkommen in der gleichen Weise anlegt, wie bei dem besser ausgebildeten und funktionierenden Organ anderer Wirbeltierformen. Und schliesslich ist es nicht einmal ausgemacht, dass die arteriell-venöse Gefäßbahn im Vornierenglomerulus den primitiven Zustand bei den Kranioten darstellt. Es ist ebensogut möglich, dass die Blutversorgung

¹⁾ v. Möllendorf hat es neuerdings (1911) für nötig befunden, diese Einwendung Rabls sich zu eigen zu machen und nochmals zu unterstreichen, ohne die Selachier daraufhin selbst untersucht zu haben. Er zweifelt auch die Bedeutung der Quergefäße der Torpedovorniere als Vornierengefäße an, hauptsächlich wegen ihres asymmetrischen Auftretens, ein Einwand, der durch diese Arbeit wohl als erledigt gelten dürfte.

ursprünglich wie beim Amphioxus durch ein in die Vornierenarterien eingeschaltetes arterielles Wundernetz geschah und dass eine venöse Abflussbahn erst sekundär erworben wurde. Die Gefässentwicklung in der Vornierengegend von Torpedo — wenn man ihren zeitlichen Ablauf überhaupt für phylogenetische Schlussfolgerungen verwenden will — lässt sich sogar direkt für eine solche Auffassung verwerten, denn sie zeigt das eigentümliche Verhalten, dass verspätet, nach vollständiger Herstellung der arteriellen Bahnen, Beziehungen zwischen der Vena cardinalis und den Glomerulusresten sich ausbilden. Doch dies soll in einer besonderen, an diese Arbeit sich anschliessenden Publikation von mir behandelt werden.

Literaturverzeichnis.

- Boveri: Über die Niere des Amphioxus. Münch. med. Wochenschr. 1890, Nr. 26.
- Derselbe: Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. V, 1892.
- Brauer: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. III. Die Entwicklung der Exkretionsorgane. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 16, 1902.
- Burlend: The pronephros of *Chrysemys marginata*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 36, 1913.
- Derselbe: The pronephros of *Scyllium canicula*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere, Bd. 37, 1914.
- Elze: Beschreibung eines menschlichen Embryos usw. Anat. Hefte, Bd. 35, 1907.
- Felix: Die erste Anlage des Exkretionssystems des Hühnchens. Habilit.-Schrift Zürich 1891.
- Derselbe: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte, Bd. VIII, 1897.
- Derselbe in Felix und Bühler: Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte, Bd. III, Teil I, 1906.
- Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte der Rumpfarterien des menschlichen Embryo. Morph. Jahrb., Bd. 41, 1910.
- Field, H. H.: The development of the Pronephros and Segmental Duct in Amphibia. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harvard Coll., Vol. XXI, 1891.
- Filatow: Zur Entwicklungsgeschichte des Exkretionssystems der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 25, 1904.

- Derselbe: Entwicklungsgeschichte des Exkretionssystems bei den Amphibien. Bull. de la Soc. d. Naturalistes de Moscou N. 5. 18. Année 1904. Moscou 1905.
- Fürbringer: Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.
- Götte: Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- Gregory: Observations on the Development of the Excretory System in Turtles. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 13. 1900.
- Greil: Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von *Ceratodus Forsteri*. Semon, Zool. Forsch.-Reisen, Bd. I b, 1913.
- Hatta, S.: Contribut. to the Morphology of Cyclostomata. II. The Development of Pronephros and Segmental Duct in *Petromyzon*. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. of Tokio, V. 13, 1900.
- Derselbe: Bemerkungen über die frühen Entwicklungsstadien des Gefäßsystems des *Ammocoetes*. Journ. of the College of Agriculture. Tohoku Imp. Univ. Sapporo Japan. Vol. III. P. I, 1908.
- Hoffmann, C. K.: Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 44, 1886.
- Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei Reptilien. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 48, 1889.
- Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. 19, Heft 4, 1893.
- Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. 20, Heft 3, 1893.
- Janosik: Zwei junge menschliche Embryonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30, 1887.
- Derselbe: Über die Entwicklung der Vorniere und des Vornierenganges bei Säugern. Acad. des Sciences de l'Emp. Franc. Jos. I. Bull. international. IX Année 1904.
- Ingalls: Beschreibung eines menschlichen Embryos von 4,9 mm. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70, 1907.
- Keibel: Zur Embryologie des Menschen, der Affen und Halbaffen. Verh. d. Anat. Ges., 1905.
- Kerress: Recherches sur les premières phases du développement de l'Appareil excréteur des Amniotes. Arch. de Biologie, T. 22, 1906.
- Maas: Über die Entwicklungsstadien der Vorniere und Urnieren bei *Myxine*. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. X, 1897.
- Mayer, Paul: Über die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitt. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. VII, 1887.
- Mihaleovics: Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Histol., Bd. II, 1885.
- Möllendorf: Entwicklung der Darmarterien und des Vornierenglomerulus bei *Bombinator*. Morph. Jahrb., Bd. 43, 1911.
- Renson: Recherches sur le rein céphalique et le corps de Wolff chez les Oiseaux et les Mammifères. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 22, 1883.

- Rabl, Carl: Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier. Festschr. z. 70. Geburtstage Rudolf Leuckarts. Leipzig 1892.
- Derselbe: Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Theorie des Mesoderms III. Morph. Jahrb., Bd. 24, 1896.
- Rabl, Hans: Über die Vorniere und die Bildung des Müllerschen Ganges bei *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 64, 1904.
- Derselbe: Über die Entwicklung der Vorniere bei den Vögeln, nach Untersuchungen am Kiebitz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72, 1908.
- Rückert, J.: Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Jahrg. 1888.
- Sedgwick: On the development of the structure known as the glomerulus of the Head-Kidney in the Chick. Quart. Journ. of micr. Sc., V. 20, 1880.
- Derselbe: On the Early development of the Anterior Part of the Wolffian Duct and Body in the Chick usw. Ibidem, V. 21, 1881.
- Siemerling: Beiträge zur Embryologie der Exkretionsorgane des Vogels. Inaug.-Diss. Marburg 1882.
- Tandler: Über Vornierenrudimente beim menschlichen Embryo. Anat. Hefte, Bd. 28, 1905.
- Tourneux et Soulié: Sur l'existence d'un pronephros rudimentaire chez l'embryon de taupe usw. C. R. Ass. des Anatom. Sess. 5, 1903.
- Veit, O.: Über das Vorkommen von Vornierenrudimenten und ihre Beziehungen zur Urniere beim Menschen. Marb. Sitz.-Ber. 1909.
- Wheeler: The development of the Urogenital Organs of the Lamprey. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 13, 1900.
- Wiedersheim: Über die Entstehung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36, 1890.
- Van Wijhe, J. W.: Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33, 1889.

Erläuterung der Figuren.

Zeichenerklärung.

- Ao = Aorta
- C = Cölon
- Ch = Chorda
- D = Darm
- Da = Dotterarterie
- Gb = Glomerularbucht der Dotterarterie (in Fig. 19 auch des ersten Aortenastes der Vorniere)
- Gl = Glomerulus
- Gw = mesodermaler Glomeruluswulst (Glomeruluszipfel)
- H = in Fig. 3 und Fig. 7 Horizontale, welche der Spitze des Glomerulus der Fig. 5 und 6 entspricht.

- Lg = Längsgefäß der Vorniere
 O = Peritonealostium der Vorniere
 P = Vorniere
 Pm = Parietales Mesodermblatt
 Q = Vornierenquergefäße (auf der linken Seite = Glomerulargefäße)
 S = in Fig. 16 und Fig. 17 Septum, welches die Vornierenkammer ventral abschliesst. In Fig. 15 Rudimente eines solchen.
 Vc = Anlage der Vena cardinalis
 Vk = Vornierenkammer
 Vm = viscerales Mesodermblatt

Sämtliche Schnitte stammen von Embryonen von *Torp. ocellata*. Vergrößerung 210:1.

Tafel XXI.

Fig. 1—8. Querschnitte durch die linke Vornierengegend eines Embryo von *Torpedo ocellata* mit 5 Visceraltaschen, zweite und dritte eröffnet. 43 Urwirbel, 39 Rumpfsomiten.

- Fig. 1. Zwischen erstem und zweitem Nephrotom.
 Fig. 2. 1 Schnitt kaudal von Fig. 1.
 Fig. 3. Zweites Nephrotom voll getroffen. 5 Schnitte kaudal von Fig. 2.
 Fig. 4. Zweites Nephrotom, kaudaler Anschnitt. 2 Schnitte hinter Fig. 3.
 Fig. 5. Zwischen zweitem und drittem Nephrotom. 2 Schnitte hinter Fig. 4.
 Fig. 6. Drittes Nephrotom im kranialen Anschnitt. 1 Schnitt hinter Fig. 5.
 Fig. 7. Drittes Nephrotom voll getroffen. 2 Schnitte hinter Fig. 6.
 Fig. 8. Zwischen drittem und viertem Nephrotom. 3 Schnitte hinter Fig. 7.

Tafel XXII.

Fig. 9—12. Fortsetzung der Querschnittsserie der Taf. XXI.

- Fig. 9. Zwischen drittem und viertem Nephrotom. 1 Schnitt hinter Fig. 8.
 Fig. 10. Viertes Nephrotom, kaudaler Anschnitt. 6 Schnitte hinter Fig. 9.
 Fig. 11. Zwischen viertem und fünftem Nephrotom. 2 Schnitte hinter Fig. 10.
 Fig. 12. Fünftes Nephrotom. 3 Schnitte hinter Fig. 11.
 Fig. 13—15. Drei in dorso-ventraler Richtung aufeinanderfolgende horizontale Längsschnitte durch die Vornierengegend eines Embryo von *Torp. oc.* von genau der gleichen Altersstufe wie in Fig. 1—12.
 Fig. 16. Querschnitt durch die linke Vornierengegend eines Embryo von *Torp. oc.* 5 Visceraltaschen, erste bis dritte offen, vierte dicht vor Durchbruch. 41—42 Rumpfsomiten.

Tafel XXIII.

- Fig. 17. Ein auf Fig. 16 kaudal folgender Querschnitt.
 Fig. 18. Querschnitt durch die linke Vornierengegend eines etwas älteren Embryo von *Torp. oc.* 5 Visceraltaschen, erste bis vierte eröffnet.
 Fig. 19—23. 5 Querschnitte durch die rechte Vornierengegend des Embryo der Fig. 1—12.

- Fig. 19. Zwischen erstem und zweitem Nephrotom. Die Dotterarterie zwischen C und D getroffen.
Fig. 20. Zweites Nephrotom, kaudale Wand. 6 Schnitte hinter Fig. 19.
Fig. 21. Zwischen zweitem und drittem Nephrotom. 4 Schnitte hinter Fig. 20.
Fig. 22. Drittes Nephrotom, hintere Wand. 4 Schnitte hinter Fig. 21.
Fig. 23. Zwischen drittem und viertem Nephrotom. 2 Schnitte hinter Fig. 22.

Tafel XXIV.

- Fig. 24–28. Fortsetzung der Querschnittsserie der Fig. 19–23.
Fig. 24. Viertes Nephrotom, vordere Wand. 4 Schnitte hinter Fig. 23.
Fig. 25. Hinterer Anschnitt des vierten Nephrotoms, viertes Quergefäß kranial angeschnitten, 3 Schnitte hinter Fig. 24.
Fig. 26. Fünftes Nephrotom, vordere Wand. 3 Schnitte hinter Fig. 25.
Fig. 27. Fünftes Nephrotom voll getroffen. 1 Schnitt hinter Fig. 26.
Fig. 28. Sechstes Nephrotom im kaudalen Anschnitt. 9 Schnitte hinter Fig. 27.
Die Schnitte von Fig. 19–28 sind in Textfig. D eingetragen.
Fig. 29. Querschnitt durch die linke Vornierengegend des Embryo der Fig. 16 und 17. Zwischen drittem und viertem Nephrotom.
Fig. 30. Querschnitt durch die Vornierengegend des Embryo der Textfig. E. Auf der rechten Seite (links im Bild) ist das Vornierenostium getroffen.

Zur Entwicklung der Vena cardinalis posterior von Torpedo und deren Beziehungen zur Vorniere.

Von

J. Rückert, München.

Hierzu Tafel XXV und XXVI und 1 Textfigur.

Die nachstehende Untersuchung, welche sich mit der Entstehung der Kardinalvene im Vornierengebiet von Torpedo beschäftigt, schliesst sich an meine vorangehende Arbeit „Über die Glomeruli der Vorniere von Torpedo und deren arterielle Gefässe“ (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 89, Heft 4, 1916) an. Es wird daher in ihr wiederholt auf diese Publikation Bezug genommen. Wenn die Entstehung der Venen der Vornierengegend hier gesondert von derjenigen der Arterien dargestellt wird, so mag dies in dem Umstande seine Rechtfertigung finden, dass bei Torpedo diese beiderlei Gefässe nicht gleichzeitig auftreten, sondern die Venen merklich später als die Arterien.

1. Selachierliteratur.

In der Literatur finden sich über die erste Entstehung der Kardinalvenen bei Elasmobranchiern folgende Angaben. C. Rabl teilt in seiner Schrift „Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier“ (1892) mit, dass die Anlagen der V. cardinalis posterior bei Pristiurusembryonen von 60 und 70 Urvirbeln noch sehr kurz sind und kaum über die Leberanlage hinausreichen, während die vordere Kardinalvene gut entwickelt und vielleicht schon bei Embryonen von 56 Urvirbeln vorhanden ist. Über die Art ihrer Entstehung äussert er sich nicht bestimmt, doch hält er es für möglich, dass sie nicht vom Duct. Cuvieri aussprosst, sondern durch Vereinigung der venösen Schenkel der von den Aorten entspringenden Intersegmentalarterien („Interprotovertebralarterien“ der Autoren) entsteht. Die V. cardinalis posterior liegt dann „in der hinteren Rumpfhälfte seitlich von dem in Bildung begriffenen Interrenalkörper, weiter vorn neben der Aorta und dabei stets dorsal von den Urnierenkanälchen“. Im folgenden Jahre beschreibt dann C. K. Hoffmann, dem die Rablsche

Publikation nicht zugänglich war, die Kardinalvenenanlagen zuerst (1893a) als „Ausstülpungen des Sinus venosus“ und darauf (1893b) als segmentale Ausbuchtungen der Aorta. Die letztere Entstehungsweise der Kardinalvene ist auch für andere Objekte, so in neuerer Zeit für das Hühnchen von Grafe (1905) und Evans (1909) angegeben worden. Auch Hoffmann lässt die hintere Kardinalvene später entstehen als die vordere.

2. Eigene Befunde über die erste Anlage der hinteren Kardinalvene.

Meine eigenen Untersuchungen über die Entwicklung der hinteren Kardinalvene betrachte ich keineswegs als erschöpfende, es kommt mir nur darauf an, die Entstehung der Vene im Bereich der Vorniere zu verfolgen und einen auffallenden Unterschied in der Entwicklung dieses Stückes und des übrigen Rumpfabschnittes klarzustellen. Da ich auf die Entstehungsweise des Duct. Cuvieri und des anschliessenden, bis zum Vorderende der Vorniere reichenden kurzen Venenabschnittes im folgenden nicht zurückkomme, erwähne ich hier nur kurz, dass auch ich ein Auswachsen der Vene aus dem Duct. Cuvieri nicht gefunden habe und bestätige ferner die leicht festzustellende Tatsache, dass die hintere Kardinalvene später auftritt als die vordere. Dass ihre Anlage aus Ausbuchtungen der Aorta oder aus Aortenästen hervorgeht,¹⁾ trifft dagegen für Torpedo nicht zu. Sie erscheint vielmehr wie diejenigen der übrigen grossen Gefäßstämme zuerst in Form einer Ansammlung von Gefässzellen, die auf einzelnen Querschnitten nur spärlich, oft nur in der Einzahl vorhanden sind, neben der schon hohlen Aorta und ohne Verbindung mit ihr, wie wir sehen werden. Aus dieser Anlage gehen dann in der bekannten Weise Endothelröhrchen hervor, die aber gleichfalls nicht mit der Aorta in Verbindung stehen. Dagegen will ich nicht in Abrede stellen, dass ein Zusammenhang mit den Anlagen von Intersegmentalgefässen besteht, doch habe ich diesem Punkt keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Ihre Lage zu den Urnierenkanälchen bzw. den Urwirbelstielen wird dagegen eingehend behandelt werden.

¹⁾ Das letztere ist nach neueren Angaben Möllendorfs (1911) bei Bombinator der Fall. Vgl. auch Grafe und Evans.

Bei Torpedo tritt die Anlage der hinteren Kardinalvene zuerst in der Vornierengegend und bald danach auf der kurzen Strecke zwischen dem Duct. Cuvieri und der Vorniere auf. Sie breitet sich langsam bis zum hinteren Ende der Vorniere aus und greift von da in der gleichen Richtung fortschreitend auf die weiter kaudal gelegenen Teile des Rumpfes über.

In der Vornierenregion, auf die ich mich zunächst beschränke, erscheint die Vene erst zu einer Zeit, in welcher die arteriellen Quergefäße, besonders die rasch vergänglichen linksseitigen, und die Glomerularanlagen schon wieder in Rückbildung begriffen sind. Infolgedessen ist ihr Verhältnis zu den Glomeruli bei unserem Objekt viel schwieriger klarzustellen als bei den übrigen Anamniern, bei denen diese Gebilde eine vollkommenere Entwicklungsstufe erreichen und die Kardinalvene das Blut aus funktionierenden Glomerulis zurückführt.

Beginnen wir die Beschreibung mit dem Entwicklungsstadium, welches der voranstehenden Arbeit zugrunde liegt, in welchem also von fünf Visceraltaschen die zweite und dritte eröffnet ist und 39 Rumpfsomiten vorhanden sind. Bei dem einen der zwei quergeschnittenen Embryonen dieses Stadiums (Torp. 52) fand sich auf der rechten Seite die erste Spur der hinteren Kardinalvene in Gestalt eines sehr engen Endothelröhrchens, das medial dicht neben der Vornierenrinne, zwischen ihr und dem Urwirbelstiel bzw. dem Quergefäß liegt (siehe Rückert, 1916, Taf. XXIII, Fig. 20). Das junge Hohlgefäß dehnt sich nur über ein paar Schnitte aus, in einer Querschnittsebene, die dicht vor dem zweiten arteriellen Quergefäß liegt. Vor ihm und hinter ihm (l. c., Fig. 21) finden sich als solide Vorstufen des Venenrohrs nur ein kleines Zellenhäufchen oder vereinzelte Gefäßzellen, die sich von den zwischen den Urwirbelstielen gelegenen Mesenchymzellen nicht immer mit Sicherheit unterscheiden lassen.

Auf der linken Seite des Embryo und an einer zweiten Querschnittserie des gleichen Stadiums (Torp. 54) fehlt noch jede Spur eines Hohlgefäßes, hier sind nur die zuletzt erwähnten zelligen Vorläufer der Anlage, und auch diese in geringerer Zahl, vorhanden.

Ebenso verhält sich ein Embryo mit 41 und 42 Rumpfsomiten, eröffneter erster bis dritter und in Durchbruch begriffener

vierter Visceraltasche. Bei diesem sowie bei den nächstfolgenden Embryonen sind die Glomeruli, besonders die linken, schon erheblich zurückgebildet.

Auch bei einem Embryo mit 43—44 Rumpfsomiten und fünf Visceraltaschen, von denen die erste bis vierte eröffnet sind, ist die Anlage der linken Kardinalvene noch auf der nämlichen sehr frühen Stufe, während sie rechts in den Querschnittsebenen des ersten und dritten Quergefäßes über je ein paar Schnitte die Form eines Endothelröhrchens erreicht hat.

Bei einem gleichaltrigen Embryo dagegen erscheint die Vene auf der rechten Seite als Endothelrohr am vorderen Ende der Vorniere schon über eine etwas längere Strecke. Sie dehnt sich über den ganzen Zwischenraum zwischen dem ersten und zweiten Nephrotom aus und liegt hier (Taf. XXV Fig. 1) in einer flachen, ventral vorgebuchteten Falte der dorsalen Leibeshöhlenwand, in welche dicht medial von ihr ein kurzer Aortenzipfel, das Rudiment eines ersten Quergefäßes (Q), vordringt. Die Peritonealfalte ist somit als eine rudimentäre Glomerularfalte anzusprechen, von der Art, wie sie für die linke Körperseite von mir (Rückert, 1916) dargestellt worden ist. Das neue ist nur, dass in ihr neben dem arteriellen jetzt auch ein venöses Gefäß liegt. Wie man das erstere als zuführendes, so darf man das letztere als abführendes Glomerulargefäß betrachten.

Mit dem Auftreten des kaudal sich anschliessenden Urwirbelstiels (Nephrotoms Fig. 2 N), dessen Hohlraum medial von der Falte gelegen, nach aufwärts und lateral vordringt, wird die letztere tiefer ausgeschnitten. Sie ragt jetzt in ventro-medianer Richtung in die Leibeshöhle vor. Auch ist sie mitsamt ihrer Vene durch den Urwirbelstiel nach abwärts verdrängt worden, wie am deutlichsten aus der Lageveränderung des Gefäßquerschnittes zum dorsalen Darmrand oder zur ventralen Aortenwand ersichtlich wird.

Noch weiter kaudal (Fig. 3) tritt die herabgetretene Falte auf das dichte Mesenchymlager (Ml), welches das zur Aorta aufsteigende vordere Ende der Dotterarterie (Da) bedeckt, und verbindet sich mit ihm. Dabei geht ihr Peritonealüberzug in die den Mesenchymwulst überkleidende und durch ihn vom Darm abgehobene Splanchnopleura über, so dass die im Innern der Falte gelegene Vene direkt auf das Mesenchymlager gelangt. Dem

letzteren aber sitzen, da wo es dorsal bis an die Vorniere heranreicht, die Glomeruluszapfen auf, wie in der voranstehenden Arbeit gezeigt wurde.

Es geht also aus dem Gesagten hervor, dass am vorderen Ende der Vorniere die frisch gebildete Kardinalvene sich auf das Glomerulargebiet herabsenkt und zwar innerhalb einer Falte der dorsalen Peritonealwand, die als „Cölostrang“ (Fig. 3, St) den dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle in ventromedianer und zugleich etwas kaudaler Richtung durchsetzend zur Mesenchymdecke der Dotterarterie zieht.

Bei anderen Embryonen, bei welchen der vordere Umfang der Dotterarterie etwas weiter kaudal emporsteigt, schlägt der Cölostrang mehr die Richtung nach hinten ein und wird daher auf Querschnitten fast quer getroffen, wie aus der Abbildung eines gleich zu besprechenden etwas älteren Embryos (Fig. 4, St) ersichtlich ist.

Den beschriebenen Cölostrang fand ich schon bei einem Teil der jüngeren Embryonen, die noch keine Spur einer Kardinalvenenanlage aufweisen. Er stellt zu jener Zeit einen soliden, d. h. gefäßlosen Zellenzug dar. Erst wenn mit dem Auftreten der hinteren Kardinalvene ein Endothelröhrchen in ihm erscheint, habe ich ihn konstant angetroffen. Von da an erhält er sich, auch nach dem Verlust des Gefäßes, über eine lange Zeit des Embryonallebens.

Wir fahren in der Beschreibung unseres Stadiums fort. Nachdem die Kardinalvene in der geschilderten Weise aus ihrer Lage abgelenkt ist, tritt sie kaudal nach längerer Unterbrechung erst zu Beginn des zweiten, durchlaufenden, arteriellen Quergefäßes der Vorniere wiederum, und zwar an ihrer alten Stelle neben der Aorta, als enges Endothelröhrchen über ein paar Schnitte auf.

Auf der linken Seite erscheint die Vene gegenüber der Fig. 1 ebenfalls zwischen zwei Urwirbelstielen, aber nur über wenig Schnitte. Sie liegt hier gleichfalls in einer Peritonealfalte. Diese schnürt sich jedoch links niemals zu einem Strang ab, entsprechend dem Umstand, dass hier keine Dotterarterie gebildet wird, der sie zustreben könnte. Auch hier taucht sie hinter dem übernächsten Nephrotom nochmals auf, doch nur als solide Anlage. Aber diese liegt in der Basis einer schwachen Peritonealfalte,

lateral neben einem Aortenast, ähnlich wie in Fig. 1 der rechten Seite, so dass man auch hier von einer Glomerulusfalte sprechen kann. Es folgen dann noch drei kräftig ausgebildete Aortenäste (Glomerulararterien) mit wohl erhaltenen Glomerulusfalten, aber in deren Bereich ist die Vene noch nicht angelegt. Da zwei dieser Gefäße schon von der Aorta abgetrennt sind, kann man sie leicht mit der Anlage der Kardinalvene verwechseln und so zu der Annahme kommen, dass die letztere in Form von intermetameren Aortenbuchten entstehe. Vielleicht klärt sich der Irrtum C. K. Hoffmanns (s. S. 467) auf diese Weise auf.

Einen weiteren Fortschritt ihrer Längenentwicklung zeigt die hintere Kardinalvene bei einem nur wenig älteren Embryo, bei welchem die sechste Visceraltasche als schwache Ausbuchtung schon angelegt ist, aber nur die vier ersten Visceraltaschen, wie bei dem vorigen Embryo, eröffnet sind.

Über die linke Seite dieses Embryo können wir kurz hinweggehen. Die Vene dehnt sich hier über die vordere Hälfte des Vornierengebiets aus und zwar mit zweimaliger Unterbrechung an den Urwirbelstielen. Das erste Rohrstück gelangt beim Einschneiden des Urwirbelstiels, indem es solid und unfertig wird, in die gleiche Peritonealfalte, wie sie in Fig. 2 für die rechte Seite des vorigen Embryos abgebildet ist. Das zweite und dritte Venenstückchen liegen in ganz flachen, nur erst angedeuteten Falten. Das dritte hat zwar neben sich einen noch wohl erhaltenen Aortenast, doch kann man von einer „Glomerularfalte“ hier nicht mehr sprechen. Erst am folgenden Aortenast ist eine solche noch vorhanden, hier ist aber die Vene noch nicht angelegt.

Auf der rechten Seite erstreckt sich die Vene kaudal bis über die Mitte der Vornierenregion hinaus. Sie ist noch unterbrochen und zwar wie bisher an den Stellen der Urwirbelstiele, wie aus dem nach einer graphischen Rekonstruktion hergestellten Übersichtsbild der Fig. 11 zu erkennen ist. Die Vene ist hier schraffiert, die Urwirbelstiele sind mit schwarzem Farbenton angegeben.

Im Einzelnen verhält sie sich bei unserem Embryo folgendermassen. Am vorderen, ganz flachen und unbestimmten Ende der Vorniere geht von der Stelle, wo die Vene liegt, eine Peritonealfalte aus, die sich in den oben beschriebenen „Cölostrang“ (Fig. 4) fortsetzt. Dabei besteht gegenüber dem vorigen Embryo

der nebensächliche Unterschied, dass die Vene nicht als Hohlgefäß in die Falte eintritt, sondern blind an ihr endet. Aber einige Zellen, die man als ihre Fortsetzung ansehen darf, gelangen in das Innere der Falte, und an deren Stelle erscheint dann im weiteren Verlauf des Stranges durch die Leibeshöhle das in Fig. 4 abgebildete Hohlgefäß, das sich zum Mesenchymlager der Dotterarterie herabsenkt. Dieses Gefäß ist in Fig. 11 unterhalb des ersten Urwirbelstiels zu sehen (Cv_1).

In den Zwischenräumen zwischen diesem und dem folgenden Urwirbelstiel taucht nun die unterbrochene Kardinalvene (C_2 in Fig. 11) wieder an ihrem alten Platz, am ventro-lateralen Umfang der Aorta, auf (Fig. 4 C). Sie kommt auf den folgenden Schnitten dicht neben das erste arterielle Quergefäß zu liegen, das von der Aorta zur Dotterarterie durchläuft. Fig. 4 zeigt schon die Stelle, an welcher die Aorta sich zu diesem Quergefäß (Q) auszieht, im vorderen Anschnitt und gibt so eine Vorstellung von der Lage der Vene zur Arterie.

Durch den nächsten Urwirbelstiel (zweites Nephrotom) wird die Vene wieder mitsamt dem angrenzenden Leibeshöhlendach ventral verschoben und von der Aorta abgedrängt, ähnlich wie es in Fig. 5 für ein späteres Segment dargestellt ist (Fig. 11 Cv_2). Alsdann endet sie wieder im Bereich desselben Urwirbelstiels. Hinter ihm tritt sie zum dritten Male auf (Fig. 11 C_3), kommt neben das zweite arterielle Quergefäß und wird sodann durch das dritte Nephrotom wiederum ventral verdrängt (Fig. 11 Cv_3). Diese Stelle wurde auf dem Querschnitt der Fig. 5 abgebildet, weil hier die Vene sich bezeichnenderweise ventral gegen das Mesenchymlager spitz auszieht, als ob sie in dasselbe einzudringen im Begriff stünde und weil am Mesenchymlager sich hier noch ein Glomeruluszapfen (Gl) erhalten hat. Nach einer kurzen Unterbrechung durch das dritte Nephrotom erscheint die Vene im Bereich des dritten und weitesten Quergefäßes nochmals auf ein paar Schnitte, zum vierten und letzten Male (C_4 in Fig. 11).

Wie hieraus ersichtlich, tritt die hintere Kardinalvene in der vorderen Hälfte des Vornierengebietes intermetamer zwischen den Urwirbelstielen auf, um sich von diesen Stellen aus noch ein längeres oder kürzeres Stück in das Bereich des nächstfolgenden Urwirbelstiels fortzusetzen, wobei sie von der

Aorta ventral abrückt und sich dem Glomerulusgebiet nähert. Hierbei zeigt sie nun in den einzelnen Segmenten ein verschiedenes Verhalten. Während sie nämlich am vordersten Urwirbelstiel der Region in eine ventral in die Leibeshöhle vorragende Peritonealfalte (Fig. 2) gerät, die sich in einen die Leibeshöhle durchsetzenden Cölomstrang (Fig. 3 und 4) fortsetzt, scheinen an den folgenden Urwirbelstielen beide Bildungen zu fehlen. Ich sage scheinen, denn in Wirklichkeit kommen auch hier wie Fig. 5 zeigt, beim Einschneiden der Urwirbelstiele (N) die gleichen gefässhaltigen Peritonealfalten zum Vorschein, wie in Fig. 2, nur ragen diese jetzt nicht frei in die Leibeshöhle vor. Sie treffen vielmehr, wie aus einem Vergleich der beiden Figuren ohne weiteres ersichtlich, auf die jetzt zur Vornierenhöhe emporgestiegene Dotterarterie (Da) und verschmelzen mit deren Überzug. So rückt also auch hier die Vene an das Mesenchym der Dotterarterie heran, aber sie erreicht es direkt ohne Zuhilfenahme eines Cölomstrangs, weil die Dotterarterie bis nahe zu ihr emporgerückt ist. Damit ergibt sich eine einfache Erklärung für den Cölomstrang am vorderen Ende der Vorniere: er stellt keine Bildung *sui generis* dar, sondern nur eine Spezialform der auch in den übrigen Vornierensegmenten vorhandenen Verbindung der Vena cardinalis mit dem Mesenchymlager der Dotterarterie. Wo die Dotterarterie hoch steht, kommt diese Verbindung durch direkte breite Berührung zustande, da wo sie tief steht, wie am vorderen Vornierenende, geschieht dies mittelst eines dünnen Peritonealstranges.

Die Cölomstränge der rechten Vornierenregion stellen so auffallende Gebilde dar, dass sie begreiflicherweise schon von früheren Untersuchern gesehen worden sind. Wir finden sie bei van Wijhe (1889) und bei Rabl (1896) für die rechte Seite von *Pristiurusembryonen* beschrieben und abgebildet. Die Schilderung van Wijhes leidet daran, dass der rechtsseitige Cölomstrang mit einer ganz anderen linksseitigen Bildung (s. S. 406 meiner vorhergehenden Arbeit) gemeinsam dargestellt wird. Doch ist er, nach den Figuren zu urteilen, mit dem von mir bei *Torpedo* gefundenen Strang identisch (vgl. meine Fig. 3 mit van Wijhes Fig. 6f), vorausgesetzt, dass er wirklich, wie

van Wijhe angibt, einen Ast der Kardinalvene enthält.¹⁾ Dass auch ein Zweig der Aorta in den Strang eintritt, wie es van Wijhe beschreibt, habe ich bei *Torpedo* nicht gefunden, doch ist es nach dem Verhalten späterer Stadien (s. unten) sehr wohl denkbar, dass bei diesem Objekt ein in Rückbildung begriffenes arterielles Quergefäß mit der Vene in einen gemeinsamen Peritonealstrang zu liegen kommen kann. Den Strang als solchen als einen Glomus anzusprechen, wozu van Wijhe neigt, ist nicht berechtigt, doch gehen von dem Mesenchymlager, zu dem er zieht, die glomerularen Gefäßbuchten und die soliden Glomeruluszapfen aus (s. Rückert, 1916).

Der von Rabl abgebildete Strang stimmt ebenfalls mit dem von mir bei *Torpedo* gefundenen überein (vgl. Rabls Taf. 14, Fig. 5 und 6 mit meinen Fig. 4 und 9), so dass ich an der Identität der beiderlei Bildungen keinen Augenblick zweifeln würde, wenn dem nicht die bestimmte Angabe Rabls im Wege stünde, dass das Gefäß des Stranges vorn mit der Aorta und hinten mit der Dotterarterie sich verbindet (?). Bei *Torpedo* geht es von der V. cardinalis aus und endet blind neben der Dotterarterie. Ist Rabls Beobachtung zutreffend, dann muss man mit der Möglichkeit rechnen, dass der Strang bei *Pristiurus* nicht einen Kardinalvenenast, sondern ein enges und in die Länge ausgezogenes arterielles Quergefäß führt, eine Bildung, der ich bei *Torpedo* nicht begegnet bin. Ein sicheres Urteil lässt sich aber ohne Kenntnis des Objektes auch hier nicht fällen. Jedenfalls haben beide Autoren die Bedeutung der von ihnen beschriebenen Stränge nicht erkannt.

Für die älteren Stadien, zu denen wir jetzt übergehen, muss zuerst die Ausdehnung der Vorniere und das Verhalten ihrer arteriellen Quergefäße kurz berührt werden.

Schon bei den bisher beschriebenen Embryonen war die Abgrenzung der Vorniere nach vorn wegen der rudimentären Beschaffenheit ihres Anfangsstückes auf Querschnitten nicht ohne weiteres möglich. Nur auf horizontalen Längsschnitten war eine vollständige Übersicht über diese Organanlage zu gewinnen. Solche Schnitte liessen zugleich erkennen, dass hinter jedem der

¹⁾ In diesem Fall hat der Strang mit dem in Fig. 18 meiner alten Arbeit (1888), mit dem ihn van Wijhe vergleicht, nichts zu tun, denn diese Figur zeigt nur die Dotterarterie mit einem aufsitzenden Glomeruluszapfen.

sechs Vornierensegmente auf der rechten Seite ein arterielles Quergefäß liegt. Mit Hilfe dieser Gefäße gelang es nun, das vordere Ende der Vorniere auch auf Querschnitten zu bestimmen, bei einem Teil der Embryonen mit Sicherheit, während bei anderen infolge der mangelhaften Ausbildung des ersten und letzten Quergefäßes mit einem Irrtum um ein Segment gerechnet werden musste. Diese Fehlerquelle war auch durch die Bestimmung der Somiten nicht zu beseitigen, weil sich die Möglichkeit einer geringen Schwankung in der Ausdehnung des Organs nicht immer ausschliessen lässt.

Bei den nun folgenden älteren Embryonen steigert sich diese Schwierigkeit, weil die Peritonealrinne, zu welcher die kranialen Vornierendivertikel schon frühzeitig verschmelzen, nunmehr weitgehend verstreicht. Man kann im allgemeinen sagen, dass dann etwa die vordere Hälfte der ehemaligen Vornierenanlage infolge dieser Rückbildung nicht mehr oder doch nur sehr undeutlich zu erkennen ist, und zwar versagen jetzt nicht nur die Querschnitte, sondern auch die bisher noch zuverlässigen horizontalen Längsschnitte.

Dafür geben aber wiederum die Quergefäße, die sich auf der rechten Seite länger als die Vorniere erhalten, auch jetzt noch brauchbare Anhaltspunkte. Ich habe über ihr Verhalten und ihre Beziehungen zur Bildung der Dotterarterie in der voranstehenden Arbeit (Rückert, 1916, S. 421 und 444) neue Angaben gemacht, auf die ich hier verweise. Da aus denselben hervorgeht, dass die Vornierenquergefäße nicht zur Dotterarterie verschmelzen, sondern sich bis auf eines, das zur Wurzel der Dotterarterie wird, zurückbilden, so kann man an allen älteren Embryonen, bei welchen die Reste der sämtlichen sechs Quergefäße noch auffindbar sind, die ehemalige Längsausdehnung der Vorniere nachträglich eruieren. Sind nur mehr fünf Quergefäße nachweisbar, dann ist wieder ein Irrtum um ein Segment nicht auszuschliessen.

Nach diesen orientierenden Vorbemerkungen verfolgen wir die Weiterentwicklung der hinteren Kardinalvene bei einem Embryo von ca. 49 Rumpfsomiten, dessen fünfte Visceraltasche in Durchbruch begriffen ist und dessen sechste das Mesoderm an ihrem hinteren Umfang schon verdrängt hat.

Bei diesem Embryo ist die rechte Kardinalvene schon

über die ganze Länge der Vornierenregion angelegt. In den vorderen zwei Dritteln der Gegend bildet sie statt der bisherigen getrennten Abschnitte jetzt ein durchlaufendes Hohlgefäß, das nur einmal durch ein ganz kurzes unfertiges Stück unterbrochen ist. Auch über das hintere Drittel der Region dehnt sich ihre Anlage aus, aber sie ist hier noch grösstenteils solid und lässt auch die segmentale Anordnung vermissen, die im vorderen Abschnitt beim vorigen Stadium (Fig. 11) vorhanden war. Es schneiden jetzt fünf aufeinanderfolgende Urwirbelstiele der Vornierengegend (Nephrotome), indem sie dorso-lateral aus der Leibeshöhle empordringen, Falten der dorsalen Cölomwand für die Vene aus, wie früher in Fig. 2. Eine nähere Beschreibung ihres Verhaltens verschiebe ich auf das nächste Stadium und bemerke nur, dass hier die zweite Venenfalte des Vornierenabschnittes sich zu dem die Leibeshöhle nach hinten durchsetzenden Cölomstrang abschnürt. Dieser ist gefässlos und endet am vorderen Umfang des dritten arteriellen Quergefässes, des einzigen zur Dotterarterie durchlaufenden.

Die linke Kardinalvene ist hier in der Entwicklung noch etwas zurück. Sie erstreckt sich nur über die vordere Hälfte des Vornierengebiets und ist hier noch dreimal unterbrochen durch ebensovielen aufeinanderfolgenden Urwirbelstiele. Diese bilden die gleichen Falten wie rechts, wobei sie die Vene ventral von der Aorta abdrängen. In jeder Falte endet die Vene sofort und setzt sich nur in Form von Zellen noch weiter in sie fort. Sämtliche Falten sind hier, wie stets auf der linken Seite, an ihrem ventralen Umfang frei (s. S. 470).

Es folgt nun ein Embryo mit 57 Rumpfsomiten und sechs Visceraltaschen, von denen die erste bis fünfte weit eröffnet sind. Die Visceralbogen 2—4 tragen die ersten knopfförmigen Anlagen ausserer Kiemen. Es sind hier noch fünf deutliche Vornierenquergefässe erhalten, zwei vordere weite, die zur Dotterarterie durchlaufen, und drei folgende rückgebildete, die blind oberhalb dieser Arterie enden.

Die Kardinalvene der rechten Seite, deren Verhalten in Fig. 12 übersichtlich dargestellt ist, dehnt sich hier über das gesamte ehemalige Vornierengebiet aus und zwar mit Ausnahme eines hinteren Endstückes als ununterbrochenes Rohr.

Am vorderen Ende der Vornierenregion tritt die Kardinalvene wie bisher, indem sie sich ventro-median auszieht, in den Cölostrang ein. Aber sie endet im vorliegenden Falle schon an dessen Abgangsstelle (Cv_1 in Fig. 12) von der dorsalen Peritonealwand und setzt sich nur mit einigen Zellen in ihn fort (in Fig. 12 punktiert, so dass der Strang gefässlos durch die Leibeshöhle zieht. Er läuft nach hinten zur ersten Wurzel der Dotterarterie zu der Stelle, wo diese von der Aorta abgeht. Der Fortschritt gegenüber den jüngeren Embryonen besteht nun darin, dass die Kardinalvene jetzt nicht mehr nach ihrem Eintritt in den Cölostrang unterbrochen ist, sondern über diese Stelle hinaus kaudal sich fortsetzt, so dass der in den Strang sich einsenkende Zipfel jetzt nicht mehr ihr Ende (wie in Fig. 11), sondern einen ventralen Seitenast ihres Stammes vorstellt (Fig. 12). In welcher Weise diese Kontinuität der Vene nach hinten sich herstellt hat, soll später erläutert werden.

Es folgen jetzt die zwei grossen Quergefässe, welche von der Aorta zur Dotterarterie durchlaufen. Hinter der Eimmündung jeder dieser „Wurzeln“ tritt der dorsale Umfang der Dotterarterie zutage, bedeckt von seinem Mesenchymlager (Fig. 6). Auf dieses kommt nun die Kardinalvene (Cv) zu liegen, die sich gegen diese Schicht ventro-median auszieht. Sie rückt damit an das Ursprungsgebiet der Glomeruli heran, welche letztere allerdings im vorliegenden Stadium schon fast vollständig wieder zurückgebildet sind. Doch ist gerade auf dem Schnitt der Fig. 6 ein solches Gebilde noch erhalten in Gestalt eines zipfelförmigen Fortsatzes (Gl), der gegen die Vornierenrinne zu vorspringt.

Durch die auf die Quergefässe folgenden Urwirbelstiele wird die Vene wie bisher nach unten verdrängt, sie rückt ventral von der Aorta ab und damit auf das Mesenchymlager zu. Fig. 6 zeigt den auf das zweite Quergefäss folgenden Urwirbelstiel (N) mit seiner Höhle. Die Vene liegt ventro-lateral von ihm. Freilich kommt es hier durch das Einschneiden des Urwirbelstieles nicht zur Bildung einer frei in die Leibeshöhle herabhängenden Venenfalte der dorsalen Cölostrangwand, wie sie für das vordere Vornierenende in Fig. 2 dargestellt wurde und wie sie im vorliegenden Stadium an derselben Stelle und auch hinter dem ersten Quergefäss noch teilweise vorhanden ist, weil die Dotterarterie in der Umgebung des zweiten, mächtigsten aller Quergefässe bis zur dorsalen

Peritonealwand emporragt. Das Verhältnis ist hier ganz das gleiche wie in Fig. 5 eines jüngeren Embryo, und man kann sich auch hier die freie Falte konstruieren, wenn man die laterale Wand des Urwirbelstiels um den ventralen Umfang der Vene herum gegen die Vornierenrinne zu in Gedanken weiter zieht.

Die dritte bis fünfte Vornierenarterie sind enge, blind geschlossene Aortenäste, die umsomehr rückgebildet erscheinen, je weiter kaudal sie liegen. Die dritte ist in Fig. 7 (Q₃) dicht hinter ihrer Abgangsstelle von der Aorta getroffen. Sie erreicht den hier schon tiefer stehenden dorsalen Umfang der Dotterarterie und damit auch dessen Mesenchymlager nicht mehr, sondern ist mit ihm durch ein schmales Gekröse (Quergefäßgekröse s. Rückert, 1916, S. 436) verbunden. An diesen Arterienast legt sich nun die Vena cardinalis (Cv) dicht an, wobei sie sich gegen das Gekröse und das Mesenchymlager zu auszieht.

Die vierte Vornierenarterie (Fig. 8 Q₄) ist etwas kürzer als die dritte. Auch sie besitzt ein zur Dotterarterie ziehendes Gekröse, das sie aber nicht mehr erreicht. Die Kardinalvene (Cv) verhält sich ebenso wie gegenüber der dritten Vornierenarterie, ja, sie zieht sich noch stärker gegen das Arteriengekröse und das Mesenchymlager zu aus.

Da, wo die Urwirbelstiele hinter der dritten und vierten Vornierenarterie in die dorsale Cölomwand eindringen, verlagern sie wieder in der üblichen Weise die Kardinalvene ventral. Der Schnitt der Fig. 8, der den Urwirbelstiel (N) gerade trifft, zeigt dies Verhalten. Infolge der Senkung des dorsalen Umfanges der Dotterarterie werden wieder freie Venenfalten durch die Urwirbelstiele aus der Cölomwand ausgeschnitten. Die betreffenden Schnitte wurden nicht abgebildet, doch kann man in Fig. 8, welche das vierte Nephrotom noch im kaudalen Anschnitt zeigt, die Falte sich zur Anschauung bringen, wenn man sich wieder die laterale Nephrotomwand unterhalb der Vene mit der dorsalen Cölomwand verbunden denkt.

Die fünfte Vornierenarterie ist wieder etwas kürzer als die vorhergehende. Unter ihr entsendet die dorsale Cölomwand nochmals ein Gekröse zur Dotterarterie, das aber ganz rudimentär und bereits durchrissen ist. Die Kardinalvene, die bisher die Vornierengegend kontinuierlich durchlaufen hat, tritt vor dieser Stelle nach vorübergehender Unterbrechung nochmals

als kurzes neugebildetes Endstück auf (Cv₅, Fig. 12). Es liegt hier in der Peritonealfalte des fünften Nephrotoms.¹⁾ Diese Falte schnürt sich nun mit dem Gefäß zu einem Cölostomstrang ab, der frei durch den dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle nach vorn zieht zum Mesenchymlager der hier noch weiter ventral abgerückten Dotterarterie, das ihm seinerseits einen zipfelförmigen Fortsatz zur Verbindung dorsal entgeschickt. So gelangt der Strang an den hinteren Umfang des Gekröses des vierten Quergefäßes. In Fig. 9 ist er auf seinem Weg durch die Leibeshöhle abgebildet.

Auf diese Weise kommt jetzt am hinteren Ende des Vornierenstücks der Kardinalvene das gleiche auffallende Gebilde zustande, das wir bisher nur vorne angetroffen haben. Die Ursache für die Erscheinung ist die gleiche wie dort, es ist der Tiefstand der Dotterarterie (Da, Fig. 9). Die Vene sucht hier wie in allen vorausgehenden Nephrotomen Verbindung mit dem Mesenchymlager der Dotterarterie und kann diese bei dem Tiefstand des hinteren Arterienumfangs nur durch einen eigenen Peritonealstrang erreichen.

Es treten also in den einzelnen Vornierensegmenten der rechten Seite sehr wechselvolle Querschnittsbilder zutage, die das Verständnis nicht nur der Kardinalvene, sondern der gesamten Vornierenregion ungemein erschweren. Sie sind bedingt durch das ungleichmässige Verhalten der einzelnen Vornierenquergefäße eines Embryo, das sich jetzt, zur Zeit ihrer Rückbildung, gegen früher noch gesteigert hat. Aber sie lassen sich gerade unter Berücksichtigung dieses arteriellen Gefäßverhaltens auf ein gemeinsames Prinzip zurückführen und damit erklären:

1. Zur Zeit der Rückbildung der Vornierenquergefäße ragt die Dotterarterie nur an den Einmündungsstellen der weiten, mit ihr in offener Verbindung gebliebenen Quergefäße — es sind das im vorliegenden Stadium nur ein bis zwei Stück — bis zur dorsalen Cölostomwand empor. Infolgedessen senkt sich hier die Kardinalvene, wenn sie

¹⁾ Hier schnürt sich der einzige erhalten gebliebene Vornierentrichter ab. Es folgt kaudal im Bereich des sechsten Nephrotoms noch ein weiterer Trichter, der aber schon stark rückgebildet und in Abschnürung begriffen ist. Kaudal von ihm konnte ich den Überrest einer rudimentären sechsten Vornierenarterie auffinden.

durch die auf die Quergefäße folgenden Urwirbelstiele ventral verschoben wird, direkt auf das die Dotterarterie deckende Mesenchymlager (Fig. 6).¹⁾

In seinem übrigen Verlaufe reicht das ehemalige Vornierenstück der Dotterarterie jetzt nicht bzw. nicht mehr bis zur dorsalen Cölomwand empor. Aber auch hier strebt die Kardinalvene dem Mesenchymlager der Dotterarterie zu und zwar auf zweierlei Weise.

2. Im Bereiche von mässig zurückgebildeten Vornierenquergefäßen, die noch durch ein Arteriengekröse mit der etwas gesenkten Dotterarterie verbunden sind, zieht sie sich gegen dieses Gekröse zu aus (Fig. 7 und 8).
3. Wo dagegen keine solche Verbindung vorhanden ist und die Dotterarterie zugleich noch tiefer steht, zieht die Kardinalvene in einer eigenen Peritonealfalte (Cölomstrang) auf das Mesenchymlager zu. Es findet sich diese Anordnung am vorderen Ende der Vornierenregion, woselbst sie gegenüber der am Darm emporsteigenden vorderen Wand der Dotterarterie von Anfang an besteht (Fig. 3 und 4) und sie kann später auch am hinteren Ende auftreten (Fig. 9).

Wenn man von diesem Verhalten der arteriellen Gefäße ausgeht, versteht man nicht nur die wechselnden Querschnittsbilder in den einzelnen Segmenten des gleichen Embryo, sondern auch die individuellen Unterschiede, die zwischen den Embryonen der gleichen Altersstufe auftreten. Und namentlich wird man auch die Veränderungen richtig beurteilen, welche die mit zunehmendem Alter fortschreitende Rückbildung der Arterien bedingt. In letzter Hinsicht sei besonders darauf hingewiesen, dass die Dotterarterie ihre ursprünglich horizontale Verlaufsrichtung in der Vornierengegend allmählich aufgibt, indem sie von ihrer Aortenwurzel an nach hinten eine steil absteigende Richtung annimmt (Rückert 1916, S. 435). Wenn nun der hinter der Aortenwurzel gelegene Teil der Dotterarterie sich senkt und von der dorsalen Peritonealwand entfernt, werden die anfänglich breiten Verbindungen

¹⁾ Zwischen den Urwirbelstielen d. h. im Bereich der Quergefäße selbst, liegt die Vene an ihrer typischen Stelle seitlich vom ventralen Aortenumfang, also an der Abgangsstelle der Quergefäße. Dies Verhalten wurde nicht eigens abgebildet, es ist ähnlich wie in Fig. 4 und 9.

zwischen jenem Gefäß und der dorsalen Leibeshöhlenwand an den Stellen der Quergefäße in die Länge ausgezogen. So treten auch hier Arteriengekröse und vielleicht auch jene dünnen Cölomstränge auf, die anfänglich nur am vorderen und dann am hinteren tiefer stehenden Ende der Dotterarterie zu finden waren. Was die letztere Möglichkeit anlangt, so sei erwähnt, dass ich bei einem Embryo am vierten Vornierensegment einen typischen, von einer Venenfalte ausgehenden Cölomstrang gefunden habe, der aber nach abwärts frei endete. Offenbar ist er durch Zug von dem Mesenchymlager der Dotterarterie abgetrennt worden.

Nach dieser ausführlichen Darstellung kann ein zweiter gleichaltriger Embryo kürzer behandelt werden. Die Unterschiede im Verhalten der Vena cardinalis gegenüber seinem Vorgänger sind einmal dadurch bedingt, dass unter den fünf vorhandenen Quergefäßen nur mehr ein einziges, weites, zwischen zwei Urwirbelstielen zur Dotterarterie durchläuft. Ausserdem zeigt die Kardinalvene noch eine unterbrochene Strecke in der Mitte ihres Vornierenabschnittes. Der hintere „Cölomstrang“ fehlt.

Auf der linken Seite ist bei beiden Embryonen dieses Stadiums die Vena cardinalis in der hinteren Hälfte des Vornierengebiets ebenfalls als Hohlgefäß aufgetreten wie rechts. Im Bereich der Urwirbelstiele liegt sie hier in den durch diese abgegrenzten Peritonealfalten, die sich inzwischen gebildet haben (Fig. 7 rechts im Bild). Dagegen sind in der vorderen Hälfte der Vornierenregion diese Venenfalten wieder verloren gegangen,¹⁾ so dass das Gefäß von jetzt an über der ungefalteten dorsalen Peritonealwand liegt. Dieses Verhalten stellt den definitiven Zustand dar. Später bilden sich auch im hinteren Abschnitt der Vornierengegend die Falten zurück und ebenso diejenigen auf der rechten Seite, soweit sie hier vorhanden waren. Diese Umgestaltung ist durch eine Rückbildung der Urwirbelstiele verursacht, die ihre die Falten bedingenden offenen Cölommündungen durch Verschluss verlieren, so dass sie dann nur mehr solide, keilförmige Zapfen der dorsalen Peritonealwand vorstellen.

Bei beiden Embryonen sind die linken Kardinalvenen an den Urwirbelstielen immer noch unterbrochen.

¹⁾ Schon in Fig. 7 hinter der Mitte der Vorniere ist die Falte abgeflacht.

3. Zusammenfassung von Abschnitt 2.

Die Vena cardinalis posterior entsteht zuerst in der Vornierengegend. Ihre Anlage beginnt hier im vorderen Abschnitt der Region und schreitet von da langsam gegen deren hinteres Ende fort. Sie tritt diskontinuierlich auf, und zwar in den vorderen zwei Dritteln der Vornierengegend ausgesprochen intermetamer, während für das hintere Drittel dies nicht nachweisbar war. Von den intermetameren Mesenchymräumen aus erstrecken sich die Gefäßstücke oder die sie fortsetzenden Gefäßzellenketten in das Bereich des kaudal folgenden Urwirbelstiels, wo sie enden (Fig. 11). Später vereinigen sich diese getrennten Anlagen zu einem durchlaufenden Längsgefäß (Fig. 12).

Wenn die Gefäßanlage — die diskontinuierliche sowie die spätere kontinuierliche — an einen Urwirbelstiel herantritt, senkt sie sich unter ihn, indem sie von ihrem neben dem ventralen Aortenumfang gelegenen Ausgangspunkt ventral abrückt (Fig. 11 und 12).

Die vom Cölomraum aus in die dorsale Leibeshöhlenwand eindringenden Urwirbelstiele schneiden aus ihr Peritonealfalten aus, die frei ventral (ventro-median) in das Cölom herabhängen (Fig. 2, Fig. 7 rechts im Bild). In diesen Falten liegt die Vena cardinalis. Sie kommen links in der ganzen Vornierenregion zur Entwicklung, rechts nur da, wo die Raumverhältnisse des dorsalen Cölomabschnittes dies gestatten. Die Venenfalten sind vergängliche Gebilde. Mit der späteren Verödung der Urwirbelstiele gehen sie in der dorsalen Cölomwand auf. Damit liegt dann die Vene auch in der Vornierengegend über der geglätteten dorsalen Leibeshöhlenwand wie im übrigen Rumpfe.

Die Beziehungen der Vena cardinalis zu den Glomerulusanlagen sind folgende: Auf der linken Seite sind die Glomerulusanlagen, die hier als ventral in die Leibeshöhle vorragende Peritonealfalten auftreten, ebenso wie die in ihnen enthaltenen Glomerulusarterien, schon fast vollständig zurückgebildet, wenn die Kardinalvene in ihrer Umgebung erscheint. Nur an einzelnen günstigen Stellen kann man erkennen, dass die Vene lateral dicht neben der Arterie in der bereits abgeflachten Glomerulusfalte sich anlegt. Wenn die Glomerulusfalte vollständig verstrichen ist,

liegt die Vene in ihrer eigenen Peritonealfalte, der Venenfalte.

Auf der rechten Seite wird die Entstehung freier Venenfalten dadurch eingeschränkt, dass die den dorsalen Cöloabschnitt einnehmende mächtige Dotterarterie sich streckenweise direkt an die dorsale Peritonealwand anlagert. Nur wo dies nicht der Fall ist, nämlich an dem tiefer stehenden vorderen (Fig. 2 und 4) und hinteren Ende der anfangs horizontal nach rückwärts verlaufenden Dotterarterie (vgl. Fig. 9), können freie Falten der dorsalen Cölo wand auftreten. Später, wenn die Arterie eine absteigende Richtung annimmt, indem sie sich mit ihrem kaudalen Ende senkt, erweitert sich naturgemäss das Gebiet der Falten.

Das Verhalten der Kardinalvenenanlage an den einzelnen Stellen des rechtsseitigen Vornierengebietes ist dementsprechend ein verschiedenes:

1. Wo die Dotterarterie sich an die dorsale Peritonealwand direkt anlehnt, also an ihren stärker entwickelten Quergefässen, verschmelzen die Peritonealfalten, welche die Vene umschliessen, mit dem Splanchnopleuraüberzug dieses grossen Gefässes. Dadurch kommt das in die Falten herabgetretene Venenstück direkt auf das die Dotterarterie deckende Mesenchymlager zu liegen. Dieses letztere aber stellt den Mutterboden für die Glomeruli dar, von welchem einzelne bis in diese späte Entwicklungszeit sich erhalten (Fig. 6).
2. Auch da, wo die Dotterarterie nicht unmittelbar an die dorsale Peritonealwand hinaufreicht, steht sie mit ihr an der Abgangsstelle der arteriellen Quergefässe in Verbindung durch Peritoneal duplicaturen, in denen die hier rückgebildeten Quergefässe verlaufen oder denen sie zustreben. In diese Arteriengekröse zieht sich die Kardinalvene ventral aus, indem sie dicht lateral von der Arterie dem Mesenchymlager zustrebt (Fig. 7 und 8).
3. Und selbst da, wo die Quergefässe stark rudimentär sind und keine Verbindung durch Arteriengekröse zwischen der dorsalen Peritonealwand und

der tief stehenden Dotterarterie vorhanden ist, verläuft die Vene oder ein sie fortsetzender Gefäßzellenzug frei, nur von einem Peritonealüberzug umhüllt, als Cölomstrang durch die Leibeshöhle zum Mesenchymlager der Dotterarterie. Dieser Strang ist am vorderen Ende der Vornierenregion vom Beginne der Venenbildungen an regelmässig zu finden (Fig. 2 und 4.) Später tritt er auch am hinteren Ende inkonstant auf (Fig. 9) und kommt in noch späterer Zeit wie es scheint auch zwischen dieser Stelle und der Dotterarterienwurzel vor.

Das hier zusammengefasste Verhalten gestattet die Deutung, dass die ersten, metamer oder richtiger intermetamer auftretenden Anlagestücke der hinteren Kardinalvene der Vornierengegend rudimentäre, verspätet auftretende Glomerulusvenen sind (Fig. 11). Auch das später durch Verschmelzung derselben entstandene durchlaufende Venenrohr hält durch segmentale Ausbiegungen gegen das Mesenchymlager der Dotterarterie seine Beziehungen zum Glomerulargebiet noch eine Zeitlang aufrecht (Fig. 12).

4. Weitere Entwicklung der Kardinalvene.

Die vorstehende Auffassung erfährt eine wesentliche Stütze, wenn man die Entwicklung der hinteren Kardinalvene im Bereich der Vorniere weiter verfolgt und mit deren Entstehung im übrigen Rumpfgebiet vergleicht. Dies soll im Folgenden geschehen.

Bei dem Embryo unseres vorletzten Stadiums (49 Rumpfsomiten), bei welchem die Vene in der hinteren Hälfte der Vornierenregion als unterbrochene und unfertige Anlage aufgetreten war, reicht sie nicht über dieses Gebiet nach hinten hinaus, wenn ich von ein paar vereinzelt Schnitten absehe, auf welchen ich ihre solide Anlage, und einmal auch ein kleines Endothelrohr, wahrzunehmen glaube. Anders in unserem letzten Stadium (57 Rumpfsomiten). Hier, wo die Venenanlage sich in der hinteren Hälfte der Vorniere weiter ausgebildet hat, überschreitet sie schon diese Region nicht unbeträchtlich. Bei dem einen Embryo über sechs, bei dem anderen um zwölf Segmente. Ihre Entwicklung ist also im Vergleich zu der des Vornierenstückes rasch

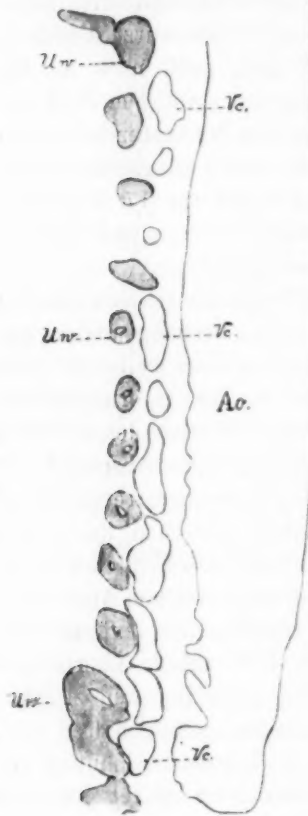
nach hinten vorgeschritten. Sie ist auf dieser Strecke allerdings enger als davor im Vornierengebiet und zeigt stärkere Unterbrechungen, die namentlich nach hinten, wo die Anlage ganz jung und unfertig erscheint, an Länge zunehmen.

Es folgen zwei Embryonen eines noch älteren bisher nicht berücksichtigten Stadiums, bei welchen die sechste Kiementasche durchgebrochen, die äusseren Kiemen schon als kurze Fädchen, und der solide Oesophagus mit rundlichem, noch nicht in die Breite ausgezogenem Querschnitt aufgetreten sind. Die Zahl der Rumpfsomiten wurde bei dem einen der zwei Schwesterembryonen dieses Stadiums auf 68 bestimmt. Bei dem einen dieser Embryonen erstreckt sich die Kardinalvenenanlage schon um 17 Segmente, bei dem anderen in horizontale Längsschnitte zerlegten Embryo um 15 Segmente über die Vorniere kaudal hinaus.

Hier wie in dem vorausgegangenen Stadium lässt sich deutlich verfolgen, dass die Kardinalvene ihren Entstehungsmodus aus getrennten Stücken auch kaudal von der Vorniere beibehält. Die Einzelabschnitte erscheinen aber nicht in den intermetameren Mesenchymräumen, um sich von da in das Bereich des nächsten Urwirbelstiels auszubreiten, wie das im vorderen Abschnitt der Vornierengegend der Fall war (Fig. 11), sondern sie treten sowohl im Bereich der Nephrotome auf, als auch zwischen ihnen und sind von ungleicher Länge, so dass man bei Verfolgung der Querschnittsserie den Eindruck einer ganz unregelmässigen Anordnung erhält. Horizontale Längsschnitte aber (s. Textfigur auf nächster Seite, die eine grössere Strecke der Gefässanlage überblicken lassen als Querschnitte, zeigen doch, dass auch hier eine ziemlich regelmässige, annähernd segmentale Anordnung eingehalten wird, wenn dieselbe auch durch die ungleiche Längenausdehnung der Einzelstücke streckenweise gestört erscheint. So breitet sich eines der Venensegmente über zwei Urwirbelstiele aus, wobei es offen bleiben muss, ob es nicht vorher aus zwei Segmenten entstanden ist.

Auf dieser hinter der Vorniere gelegenen langen Strecke nimmt nun die Kardinalvene eine andere Lage zu den Urwirbelstielen ein, als im Bereich der Vorniere. Wie aus der obigen Beschreibung und aus den Figuren 2, 5, 6 und 8 zu ersehen war, liegt sie im Vornierengebiet ventral oder genauer ventro-lateral von den Urwirbelstielen. Dabei ist sie aus ihrer als typisch anzusehenden Stellung neben dem ventralen

Umfang der Aorta nach unten mehr oder weniger weit abgerückt. Im Gegensatz hierzu verläuft die Vene kaudal von der Vorniere, wenn sie auf die Urwirbelstiele trifft, dorsal oder genauer dorso-median über diese weg, wie Fig. 10 C zeigt. Die Urwirbelstiele, die hier die Urnierenkanälchen liefern, schmiegen



Anlage der hinteren Kardinalvene kaudal von der Vornierenregion. Kombination von zwei aufeinanderfolgenden horizontalen Längsschnitten durch einen Torpedoembryo von 68 Rumpfsomiten. Uw = Urwirbel, Vc = Anlagestücke der Vena cardinal. poster., Ao = Aorta.

sich dem Vornierengang dicht an, so dass zwischen beiden ein Raum für eine Venenanlage nicht frei ist. Es kommt daher auch keine Peritonealfalte (Venenfalte), wie sie weiter vorn zwischen der Vorniere und den Stielen erscheint, zustande, sondern das unter dem Vornierengang gelegene Peritoneum biegt direkt nach aufwärts in die laterale Wand des Urwirbelstieles um. Der Übergang zu diesem Verhalten macht sich, wie nebenbei erwähnt sei, schon im hinteren Vornierenabschnitt bemerkbar. Das vorletzte Nephrotom rückt bereits näher an die Vorniere heran, so dass seine Venenfalte erheblich schmaler wird und am letzten Nephrotom kann man schon eine Anordnung finden, die fast derjenigen der Fig. 10 gleicht.

Gegenüber diesem eigentümlichen Verhalten muss man sich die Frage vorlegen, ob die in der Vornierengegend unter die Urwirbelstiele tretende Vene überhaupt der Kardinalvene des übrigen Rumpfes entspricht? Eine Antwort hierauf können wir nur erhalten, wenn wir diese abweichende Venenanlage der Vornierengegend in ihrer Weiterentwicklung verfolgen und zusehen, ob aus ihr noch eine echte Kardinalvene wird.

Das letztere ist nun in der Tat der Fall. Schon im Stadium unserer Fig. 6—10 ist im Vornierengebiet die Anlage eines zweiten Venenzuges dorsal von den Urwirbelstielen aufgetreten, also eines Gefässes, das in bezug auf seine Lage mit der echten Kardinalvene übereinstimmt. In Fig. 6 und 8 (C. d.) ist es auf der rechten (links) und in Fig. 7 auf der linken (rechts) Seite des Embryo in seiner Lage zum Urwirbelstiel dargestellt.

Diese dorsale Gefässanlage ist im Bereich der Urwirbelstiele von der ventralen vollständig getrennt. In den intermetameren Zwischenräumen dagegen konfluieren beide miteinander. In Fig. 7, auf der rechten Seite des Embryo, berühren sie sich, um auf dem nächsten nicht abgebildeten Schnitt sich ineinander zu eröffnen. Die intermetameren Venenstücke, von welchen die dorsalen Anlagen sich abzweigen (Fig. 6 linke, Fig. 7 rechte Seite des Embryo), sind gemäss ihrer frühzeitigen Entstehung weiter als die dorsal und ventral von den Urwirbelstielen gelegenen Abschnitte (Fig. 6 rechte, Fig. 7 linke Seite des Embryo).

Einen guten Überblick über die dorsalen Gefässanlagen gibt Fig. 12. Man erkennt hier, dass sie über die zwischen ihnen gelegenen Urwirbelstiele hinweg einander zustreben. Über dem zweiten Urwirbelstiel dieser Abbildung bilden sie schon ein einheitliches Gefässrohr (während das ventrale Rohr daselbst keine Verbindung nach hinten erhalten hat), über den anderen ist die Anlage noch diskontinuierlich.

Diesen Entwicklungsgang im einzelnen hier zu schildern, unterlasse ich, schon wegen der individuellen Varianten in der jeweiligen Ausbildung der beiden Venenzüge. Doch sei hier erwähnt, dass die dorsale Anlage nach aufwärts mit Gefässanlagen in Verbindung steht, die über die Ebene der Kardinalvene hinausreichen bis in die Höhe der Chorda dorsalis (Fig. 7 rechts). Dies Verhalten stimmt mit dem hinter der Vorniere gelegenen Abschnitt der Kardinalvene überein, so dass die dorsale Gefässanlage des Vornierengebietes auch in dieser Hinsicht sich als echte Kardinalvene erweist. Inwieweit seine Entstehung mit der Bildung dieser anscheinend segmentalen Äste zusammenhängt, bedürfte einer näheren Untersuchung. Die Beziehung der Kardinalvenenbildung zu denselben ist, wie aus der Literaturübersicht hervorgeht, schon von früheren Autoren gesehen oder vermutet worden.

Was die weitere Entwicklung anlangt, so ist schon im Stadium von 68 Rumpfsomiten die dorsale Venenanlage, wie Fig. 13 zeigt, bis auf eine über dem ersten Urwirbelstiel der Abbildung noch vorhandene Unterbrechung als durchlaufendes Rohr ausgebildet. Dasselbe nimmt nach hinten (nach rechts in

der Figur) am stärksten zu. Das ventrale dagegen wird umgekehrt gegen das hintere Ende der Vornierenregion eng und schliesslich undurchgängig. Ein Vergleich mit Fig. 12 erweckt den Anschein, dass dieses letztere Stück schon wieder der Rückbildung anheim gefallen sei. Doch vermute ich mit Rücksicht auf spätere Stadien, dass es bei dem vorliegenden Objekt nur in seiner Entwicklung zurückgeblieben ist.

Es sind also jetzt in der Vornierengegend zwei längsverlaufende Venenzüge, ein ventraler und dorsaler, vorhanden, die intermetamer, zwischen den Urwirbelstielen, konfluieren, während sie im Bereich der letzteren sich trennen, um sie zu umfliessen. Diese regelmässige Anordnung wird nun dadurch gestört, dass die dorsale Vene in ihrer vorderen Hälfte erheblich schwächer als die ventrale, einmal sogar unterbrochen ist, während die ventrale umgekehrt nach hinten zu in der Entwicklung zurücksteht und schliesslich durch die hier stärkere, dorsale ganz ersetzt wird. Durch das letztere Verhalten ist ein allmählicher Übergang zu der kaudal von der Vorniere gelegenen typischen, nur aus den dorsalen Anlagen aufgebauten, *Cardinalis* gegeben.

Die Bezeichnungen „dorsal“ und „ventral“ haben jetzt für das Anfangsstück der beiden Venenzüge keine Berechtigung mehr. Die Urwirbelstiele, die ursprünglich eine fast horizontale, nur wenig aufsteigende Richtung von der dorsalen Cölomwand zum Myotom eingeschlagen und damit eine dorso-mediane und ventro-laterale Gefässanlage getrennt hatten, sind jetzt im vorderen Abschnitt der Region bis auf ihr ventrales ehemaliges Mündungsstück aufgelöst. Sie bilden nur mehr kurze Stümpfe, die sich von der dorsalen Peritonealwand nach aufwärts erheben, sich zwischen die beiden Gefässe einschieben, so dass diese jetzt medial und lateral von ihnen liegen.

Da diese Umgestaltung in kranio-kaudaler Richtung vor sich geht, so trifft man in späterer Zeit die beiden Gefässe über die ganze Ausdehnung der Vornierenregion in der neuen Stellung zueinander. Diese Verlagerung wird zugleich dadurch bedingt, dass durch die zunehmende Verbreiterung der dorsalen Cölomwand die beiden Gefässe nebeneinander den nötigen Platz finden. Dementsprechend zieht sich schliesslich die gesamte Venenanlage

erheblich in die Breite aus. Von oben senkt sich dann der inzwischen entstandene Interrenalkörper in sie ein, so dass dessen ventraler Umfang vom Blut der Vena cardinalis direkt umspült wird. Diese Beziehung der Cardinalis zum Interrenalkörper tritt von jetzt an so in den Vordergrund, dass die Vene geradezu als das abführende Gefäß dieser Drüse erscheint.

Um das Endresultat des Entwicklungsvorganges zu ermitteln, muss man die Untersuchung auf erheblich ältere Embryonen ausdehnen. Bei einem Torpedoembryo von 12,5 mm Körperlänge, dessen solider Oesophagus in die Breite ausgezogen ist, macht die Kardinalvene der Vornierengegend, wie Fig. 14 zeigt, noch mehr als im vorhergehenden Stadium (Fig. 13) einen einheitlichen Eindruck, weil sie sich wiederum ausgedehnt hat und weil die Urwirbelstiele gleichzeitig durch weitere Rückbildung kleiner geworden sind. Sie werden wie Inseln vom Venenstrom umflossen. Immer noch erkennt man deutlich, wie der kraniale Abschnitt des Gefäßes ganz überwiegend durch die ventrale (laterale), der kaudale Abschnitt dagegen durch die dorsale (mediale) Anlage, die dann allein nach hinten erhalten bleibt, entstanden ist.

Erst bei einem Embryo von 15 mm Länge, dessen grösste Breite im Bereich der Flossenanlagen auf Schnitten 2,5 mm beträgt, sind die trennenden Urwirbelstiele in mindestens der vorderen Hälfte des ehemaligen Vornierengebietes ganz verschwunden, womit daselbst eine vollkommen einheitliche Kardinalvene hergestellt ist. Derjenige Urwirbelstiel, welcher die Dotterarterie kaudal begrenzt,¹⁾ ist zu dieser Zeit gerade noch als leichte

¹⁾ Es folgen also in diesem Stadium auf die Wurzel der Dotterarterie zunächst zwei rückgebildete Urwirbelstiele, von denen der vordere, der dieses Quergefäß kaudal begrenzt, nur mehr eine peritoneale Einkerbung bildet. Diese Urwirbelstiele entsprechen dem dritten und vierten, event. dem vierten und fünften Nephrotom, wie aus der Lage dieses Segments zu den Quergefäßen in früheren Stadien mit Sicherheit zu bestimmen ist. Weiter kaudal schliessen sich an sie zwei weitere Urwirbelstiele an, die ihren epithelialen Bau beibehalten haben und an ihrem dorsalen Ende zu kleinen rundlichen, mit engem Lumen versehenen Bläschen sich erweitert haben. Sie geben sich dadurch als Anlagen von Urnierenkanälchen zu erkennen. Daraus geht hervor, dass mindestens das sechste, vielleicht aber auch das fünfte Nephrotom, also Segmente, die in ihren weiter dorsal gelegenen Abschnitten vorher am Aufbau der Vorniere Teil genommen hatten, Anlagen von Urnierenkanäl-

Peritonealkerbe kenntlich. Dann folgt nach rückwärts ein ebenfalls, aber doch weniger stark rückgebildeter Urwirbelstiel. Er dringt als erster in die Vene von unten ein und trennt ebenso wie die folgenden Urwirbelteile einen kleineren lateralen Venenzug von dem grossen Hauptgefäss ab. Das laterale Gefäss ist also in der hinteren Hälfte der Vornierenregion noch erhalten, doch ist es gegenüber dem medialen in der Entwicklung zurückgeblieben und verengt sich zunehmend in kaudaler Richtung. Trotzdem setzt es sich, noch enger werdend, jetzt auch über die Vornierengegend kaudal eine Strecke weit fort, indem es sich als kleine Seitenbucht diskontinuierlich vom Hauptgefäss abtrennt.

Bei einem erheblich älteren Embryo von 22 mm Körperlänge und einer grössten Querschnittsbreite von 4 mm ist die kleine laterale Vene immer noch neben der medialen vorhanden.

Erst bei einem Embryo von über 24 mm Länge und 7 mm Querschnittsbreite auf dem Schnitt¹⁾ vermisste ich dieses Nebengefäss im kaudalen Teil des ehemaligen Vornierengebietes und weiter nach rückwärts. Ob es zugrunde gegangen ist oder schliesslich noch der Cardinalis einverleibt wurde, kann ich nicht entscheiden.

5. Zusammenfassung von Abschnitt 4.

Die Vena cardinalis posterior entsteht in dem kaudal von der Vorniere gelegenen längeren Abschnitt des Rumpfes ebenfalls in kranio-kaudaler Richtung und aus getrennten Stücken, die sich nachträglich zu einem kontinuierlichen Längszug vereinigen. Diese anfänglichen Einzelstücke treten aber nicht intermetamer, d. h. zwischen den Urwirbelstielen (Nephrotomen) auf, sondern sowohl im Bereich der Urwirbelstiele als zwischen ihnen. Indessen halten sie, von einzelnen durch ihre

chen liefern. Dieses Verhalten, das mit den durch van Wijhe und Rabl bei Squaliden gemachten Beobachtungen übereinstimmt, möchte ich bei dieser Gelegenheit hervorheben, angesichts des Umstandes, dass die von mir (1888) und van Wijhe (1889) schon vor langer Zeit vertretene Anschauung von der Nicht-Homologie der Vor- und Urniere immer wieder angezweifelt wird. Es dürfte ein vergebliches Bemühen sein, durch negative, bei anderen Wirbeltieren gemachte Befunde den klaren und positiven Tatsachenbestand bei Selachiern entkräften zu wollen.

¹⁾ Am frisch fixierten Objekt wurden von Herrn Prof. Marcus 9 mm gemessen.

ungleiche Länge bedingten Abweichungen abgesehen, im grossen und ganzen eine segmentale Anordnung ein (vgl. Textfigur S. 486).

In seiner Lage zu den Urwirbelstielen aber unterscheidet sich dieser kaudal von der Vorniere gelegene Abschnitt der Kardinalvene wesentlich von demjenigen der Vornierengegend, insofern er dorso-median von diesen Somitenstücken auftritt (Fig. 10) und später rein median von ihnen bzw. den aus ihnen hervorgegangenen Urnierentrichtern verläuft.

Im Gegensatz hierzu liegt innerhalb der Vornierengegend die erste Anlage der Kardinalvene ventro-lateral (Fig. 3 und 5 Cv und Fig. 11) und später rein lateral von den Urwirbelstielen. Als bald aber gesellt sich im Vornierenbereich zu diesem primären Venenzug ein zweiter Parallelzug hinzu, der sich von ihm in den zwischen den Urwirbelstielen befindlichen Interstitien abzweigt und dorso-median über die Stiele hinwegläuft (Fig. 6 und 8 Cd und Fig. 12). Dieser dorso-mediane Venenzug nimmt also zu den Urwirbelstielen die gleiche Lage ein, welche die typische Kardinalvene in dem langen, kaudal auf die Vorniere folgenden Rumpfgebiet inne hat. Er breitet sich, in kaudaler Richtung über die Vorniere hinausgreifend, rasch auf den übrigen Rumpfabschnitt aus, und stellt daselbst für sich allein die definitive Kardinalvene her (Fig. 12 und hinteres Ende der Fig. 13 und 14).

Innerhalb der Vornierenregion dagegen bildet sich die definitive Kardinalvene — sehr langsam — durch Verschmelzung der beiden die Urwirbelstiele ventral und dorsal umfliessenden Venenzüge unter allmählicher Rückbildung der sie trennenden Stiele. Dabei liefert im kranialen Abschnitt der Region die ursprüngliche ventro-laterale (primäre) Venenbahn den grösseren Anteil der definitiven Kardinalvene, während umgekehrt im kaudalen Abschnitt diese Rolle der ursprünglich dorso-medialen Venenbahn zufällt (Fig. 13 und 14).

Es geht hieraus hervor, dass in der Vornierengegend nur der später entstehende dorsale Venenzug nebst den zwischen den Urwirbelstielen gelegenen ersten Anlagestücken der typischen Kardinalvene entspricht

und dass der vorher auftretende ventrale Anteil der Gefässanlage eine Bildung *sui generis* darstellt, die der Vornierenregion eigentümlich ist. Es stimmt dies zu unserer oben (S. 484) vorgetragenen Auffassung, nach welcher diesen Venenanlagen die Bedeutung von rudimentären Glomerularvenen zukommt. Der in der Vornierengegend zuerst auftretende venöse Längszug ist daher als eine Vornierenvene anzusprechen, die sich nachträglich durch Hinzutreten eines zweiten Längszuges in die echte Kardinalvene umwandelt.

Literaturverzeichnis.

1909. Evans: On the development of the Aortes, Cardinal- and Umbilical veins and the other Blood-Vessels of Vertebrate Embryos from Capillaries. *The Anat. Record*, Vol. III, 1909.
1905. Grafe: Beiträge zur Entwicklung der Urniere und ihrer Gefässe beim Hühnchen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 67, 1905.
- 1893, a. Hoffmann, C. K.: Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefässe bei den Selachiern. *Morph. Jahrb.*, Bd. 19, Heft 4, 1893.
- 1893, b. Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. *Morph. Jahrb.*, Bd. 20, Heft 3, 1893.
1911. v. Möllendorf: Über die Entwicklung der Darmarterie und des Vornierenglomerulus bei Bombinator. *Morph. Jahrb.*, Bd. 43, 1911.
1892. Rabl, C.: Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier. Festschrift zum 70. Geburtstage Rudolf Leuckarts. Leipzig 1892.
1896. Derselbe: Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Theorie des Mesoderms, III. *Morph. Jahrb.*, Bd. 24, 1896.
1888. Rückert: Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.*, 1888.
1916. Derselbe: Über die Glomeruli der Vorniere von Torpedo und deren arterielle Gefässe. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 89, Heft 4, 1916.
1889. Van Wijhe: Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 33, 1889.

Figurenerklärung.

Erläuterung der Bezeichnungen.

- Ao** = Aorta
Ag = Arteriengekröse (Gekröse der arteriellen Quergefäße der Vorniere).
C' = Vena cardinalis kaudal von der Vornierengegend (Fig. 10)
C = " " in der Vornierengegend zwischen den Urwirbelstielen
Cd = " " in der Vornierengegend dorsal von den Urwirbelstielen
Cv = " " in der Vornierengegend ventral von den Urwirbelstielen
Ch = Chorda dorsalis
Cl = Cölom
D = Darm
Da = Dotterarterie
Gl = Glomerulus
Ml = Mesenchymlager auf der Dotterarterie
Ms = Mesenterium
N = Urwirbelstiel (Nephrotom)
P = Vorniere
Pg = Vornierengang
Q = Arteriell Quergefäß der Vorniere
Sp = Somatopleura
Sp. p = Splanchnopleura
St = Cölomstrang

Sämtliche Figuren stammen von Embryonen von *Torpedo ocellata*. Vergrößerung der Schnittbilder Fig. 1—10: 210:1.

Tafel XXV.

- Fig. 1.** Querschnitt durch das vordere Ende der Vornierenregion von einem *Torpedo*embryo mit 5 Visceraltaschen, erste bis vierte eröffnet. 43—44 Rumpfsomiten.
Fig. 2. Querschnitt durch den gleichen Embryo, 4 Schnitte kaudal von Fig. 1.
Fig. 3. Querschnitt durch den gleichen Embryo, 3 Schnitte kaudal von Fig. 2.
Fig. 4. Querschnitt durch das vordere Ende der Vornierenregion eines wenig älteren Embryos als Fig. 1—3. Erste bis vierte Visceraltasche eröffnet, erste Anlage der sechsten Visceraltasche.
Fig. 5. Querschnitt durch die Mitte der Vornierenregion (Gegend des dritten Quergefäßes) des Embryo der Fig. 4.
Fig. 6. Querschnitt durch die Vornierenregion eines *Torpedo*embryo mit 6 Visceraltaschen, erste bis fünfte eröffnet. 57 Rumpfsomiten. Der Schnitt streift das dritte Vornierenquergefäß im kranialen Ansnchnitt. Das Gefäß Cd vom nächsten Schnitt eingetragen.

Tafel XXVI.

- Fig. 7. Querschnitt durch den gleichen Embryo wie Fig. 6, 2 Schnitte kaudal von Fig. 6. Drittes Vornierenquergefäß getroffen.
- Fig. 8. Querschnitt durch den Embryo von Fig. 6 und 7. Vier Schnitte kaudal von Fig. 7. Das vierte Quergefäß vom nächsten Schnitt eingetragen.
- Fig. 9. Querschnitt durch den Embryo der Fig. 6—8, 5 Schnitte kaudal von Fig. 8.
- Fig. 10. Querschnitt durch den Embryo der Fig. 6—9, 21 Schnitte kaudal von Fig. 9. Zweites Nephrotom kaudal von der Vorniere.
- Fig. 11. Erste Anlage der V. cardinal. post. in der Vornierengegend des Torpedoembryo der Fig. 4 und 5. Nach einer graphischen Rekonstruktion.
- Fig. 12. Weitere Entwicklung der V. card. post. in der Vornierengegend des Torpedoembryo der Fig. 6—9. Nach einer graphischen Rekonstruktion.
- Fig. 13. Dasselbe von einem Torpedoembryo mit eröffneter sechster Visceraltasche und kurzen äusseren Kiemenfäden, 68 Rumpfsomiten.
- Fig. 14. Dasselbe von einem Torpedoembryo von 12,5 mm Körperlänge.



1



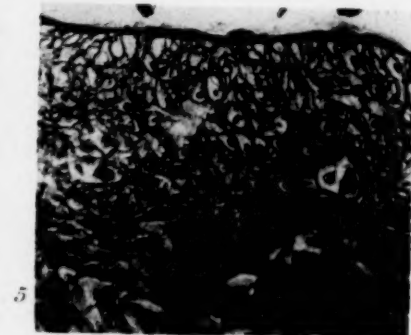
2



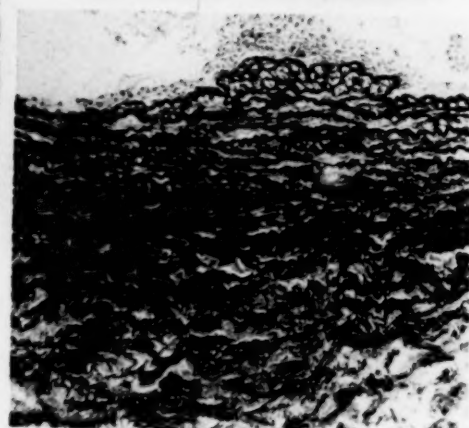
8



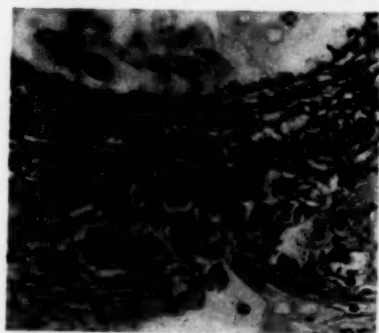
3



5



6



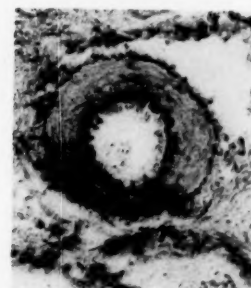
4



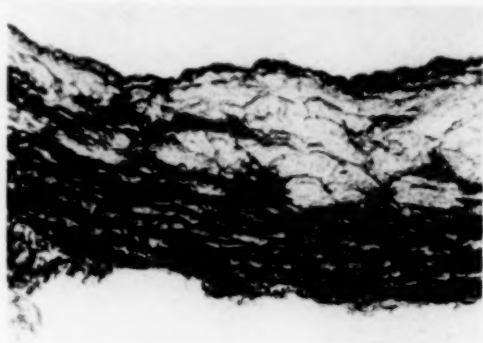
7



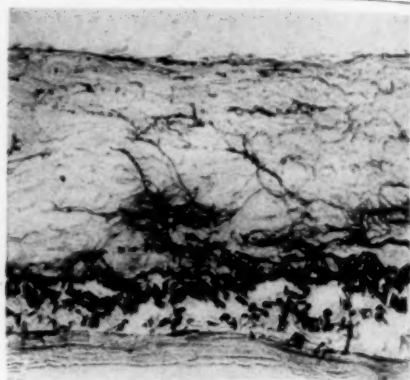
9



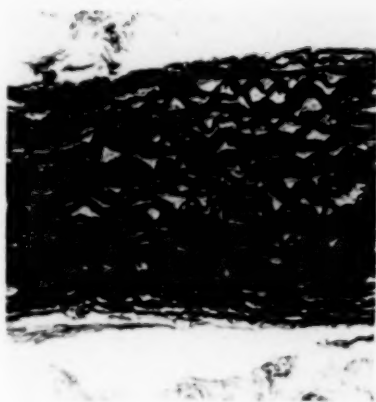
10



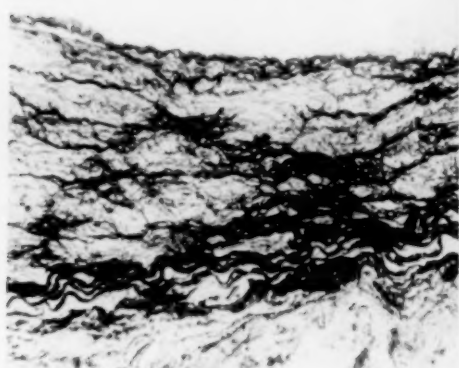
11



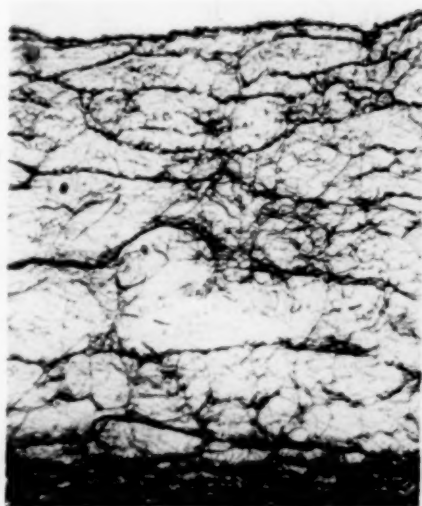
12



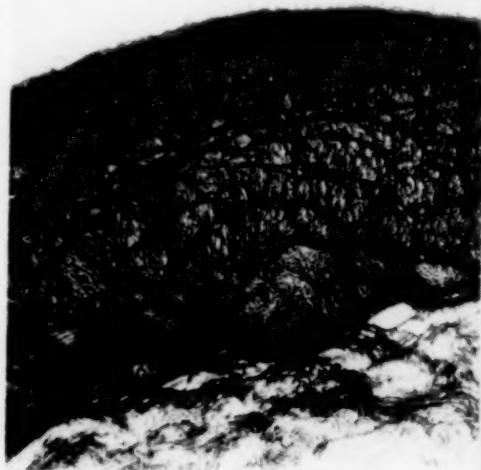
13



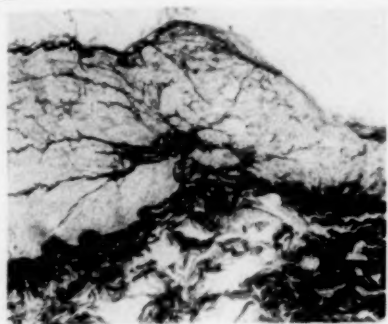
14



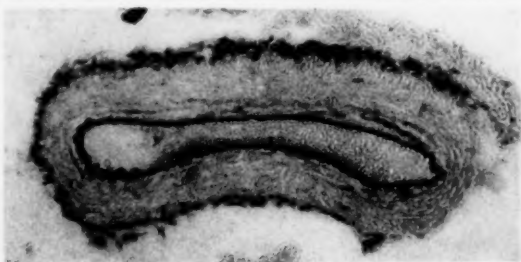
15



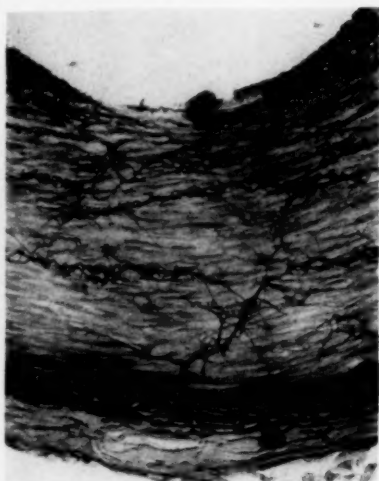
16



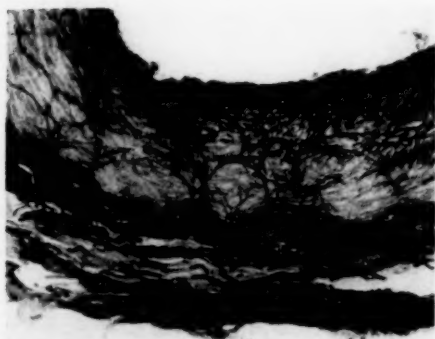
17



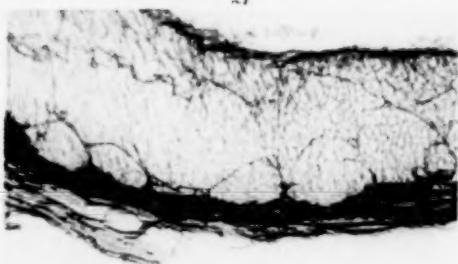
18



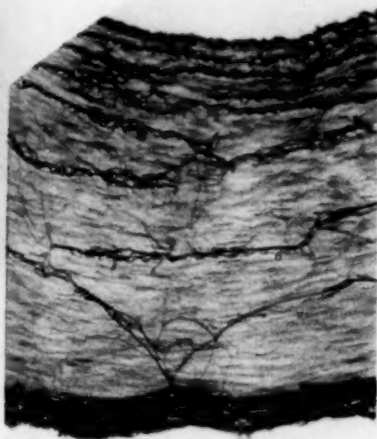
19



21



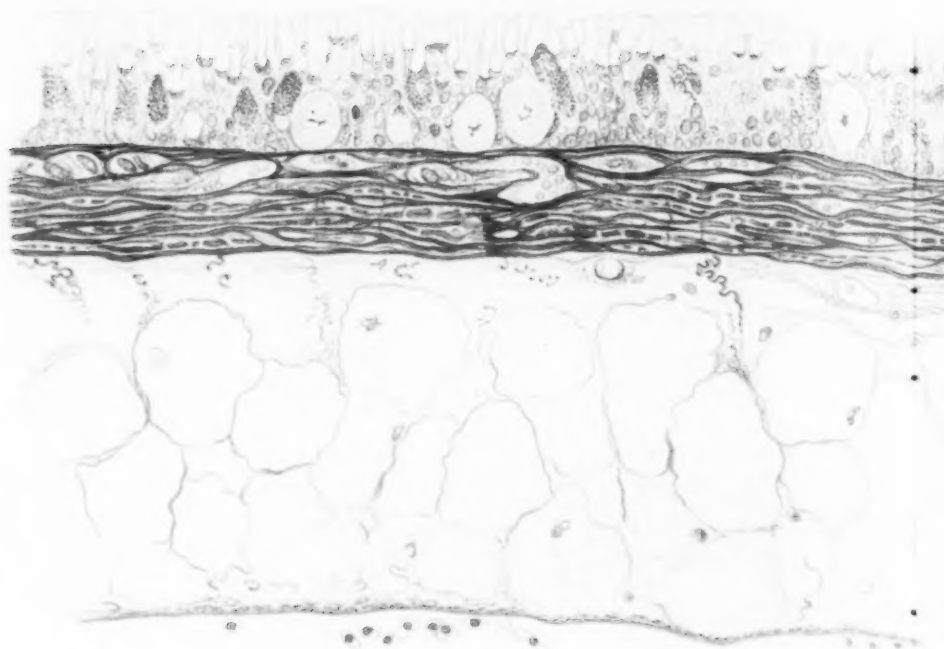
22

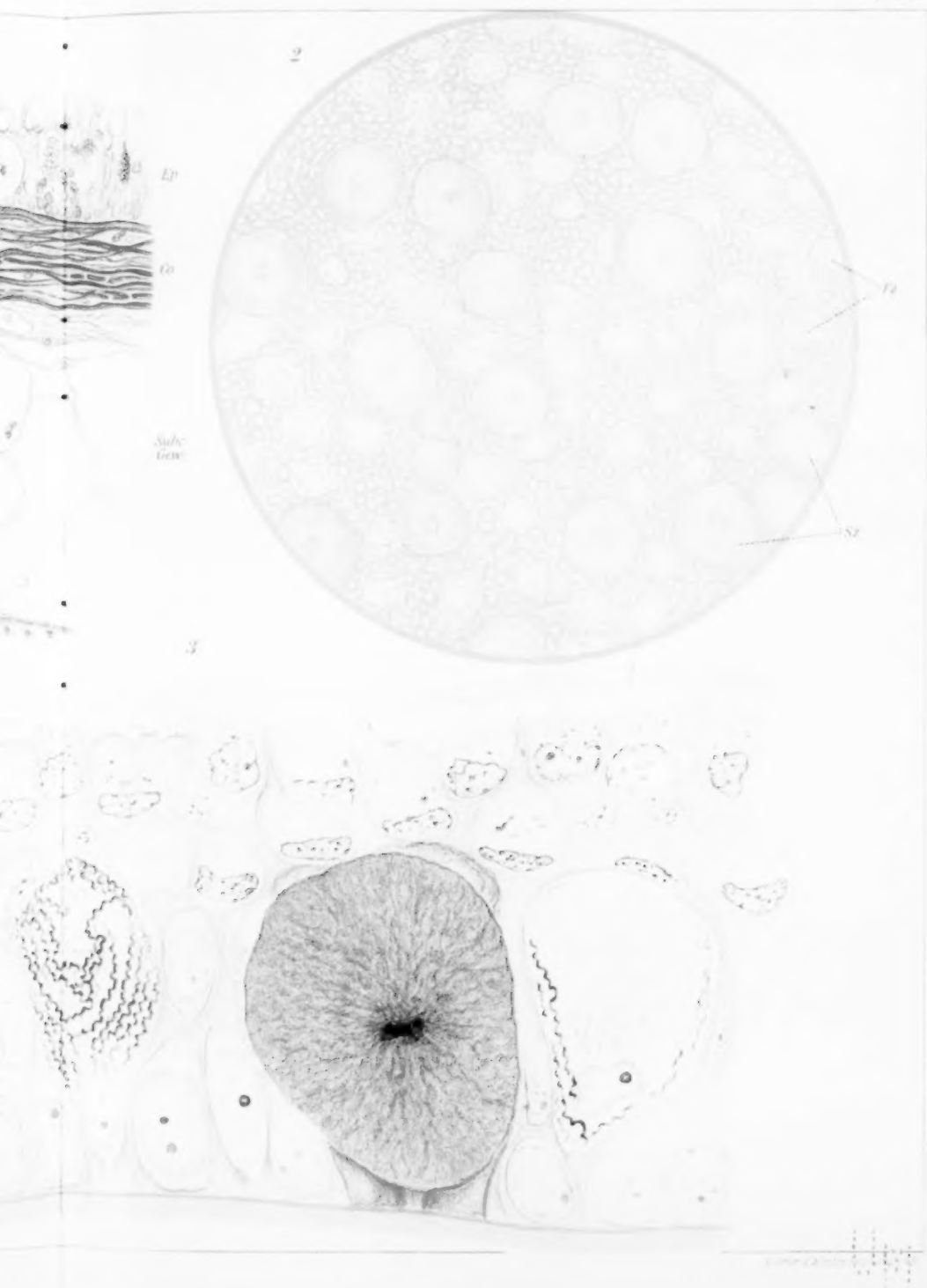


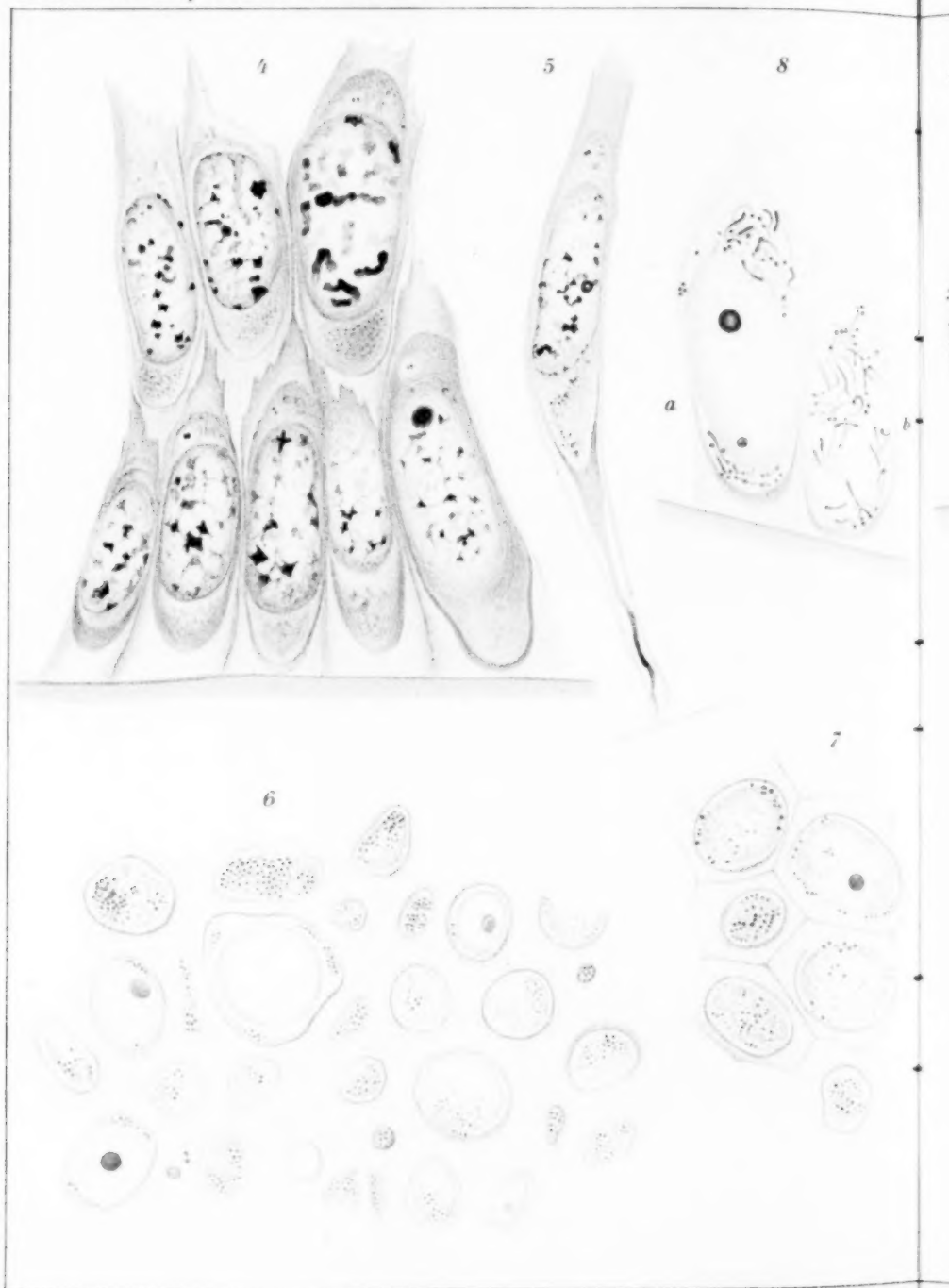
20



23







J. Mirek, gez.

9

10

11

12



13

14

15

16

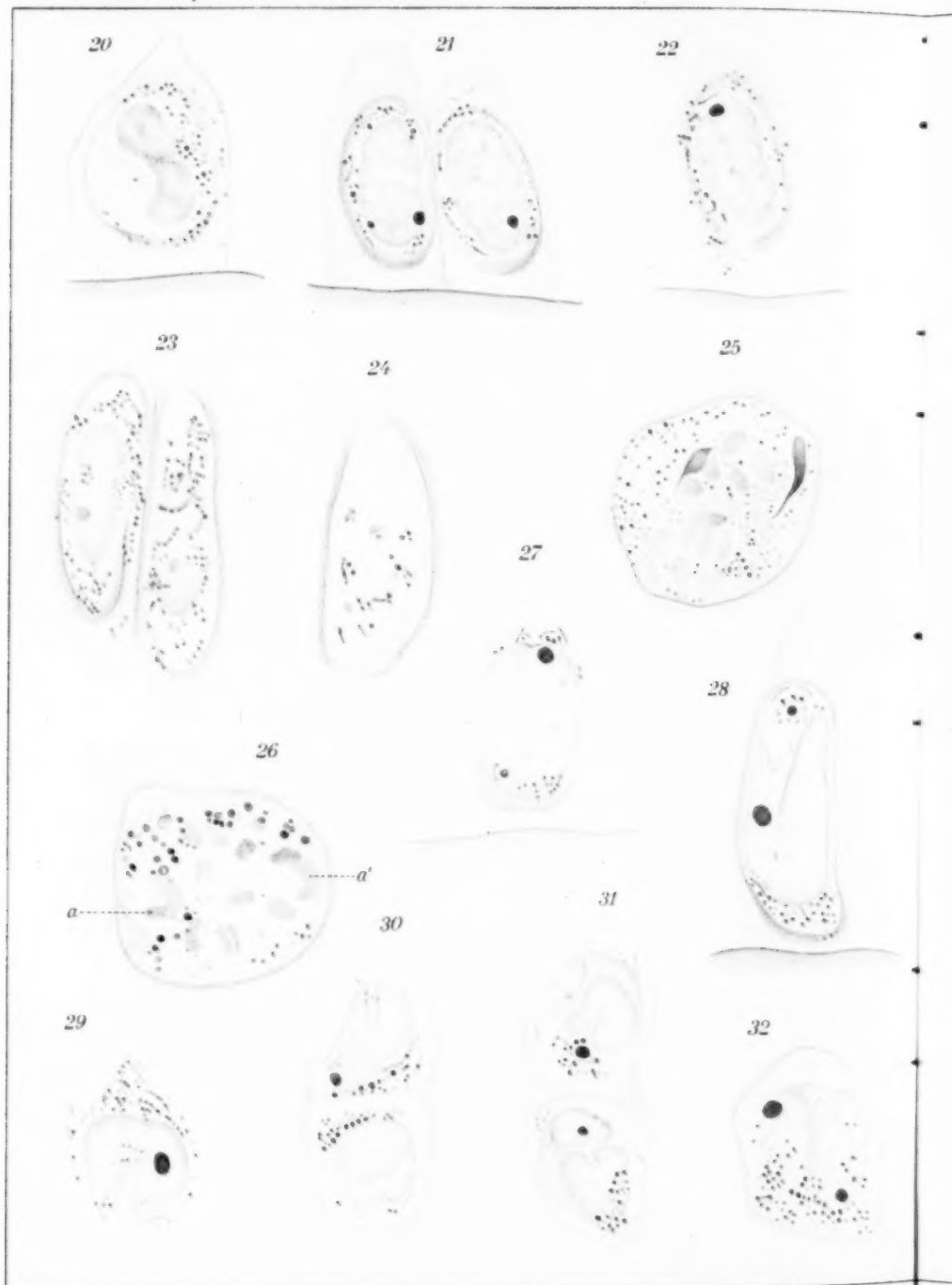


17

18

19

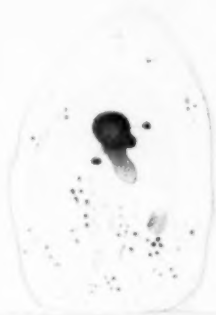




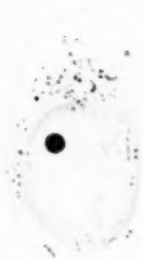
33



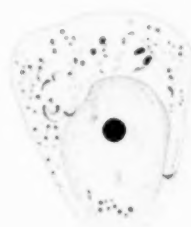
34



35



36



37



38^a



38^b



39



40



41



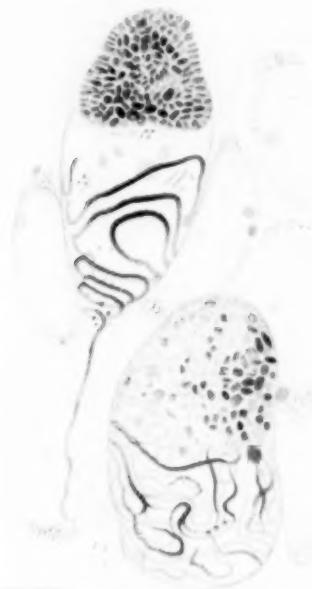
42



43



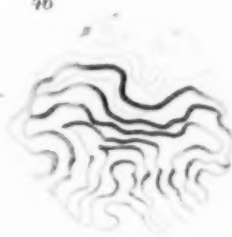
44



45



46



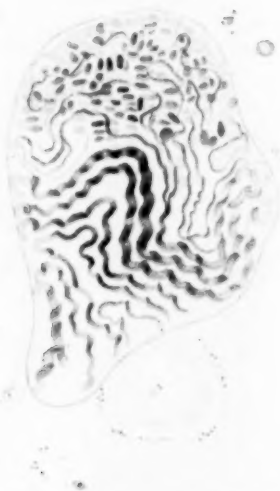
47



48



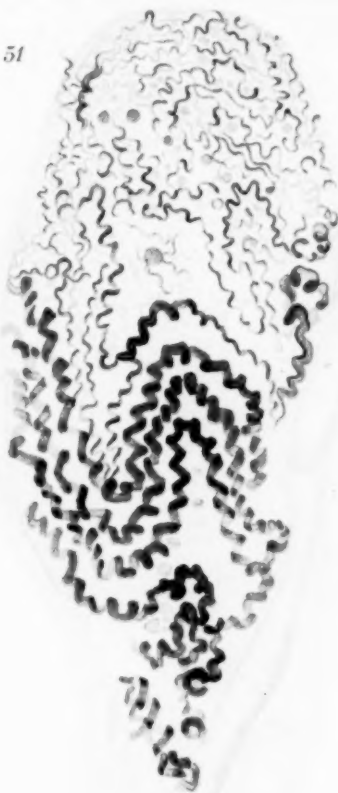
49



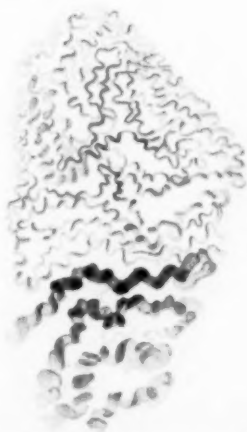
50



51



52

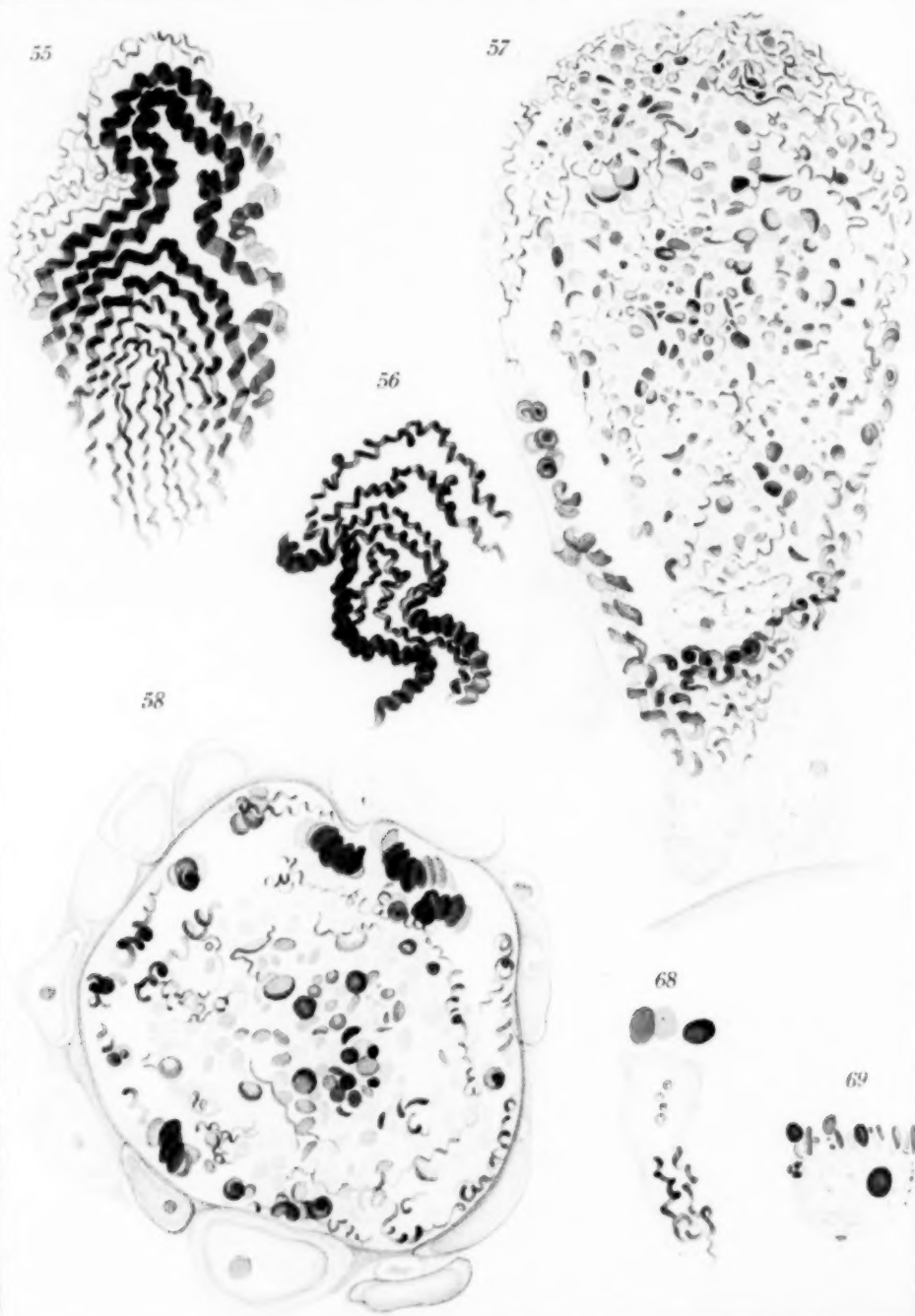


53



54





S. March. gez.



74



75



76



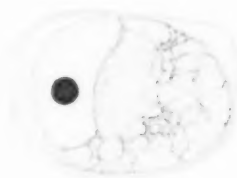
73



77



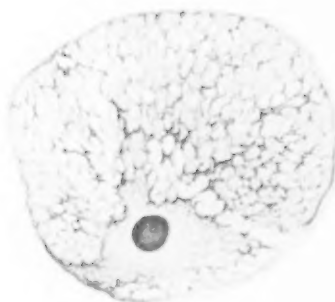
78



79



80



81



82



83



84



85



86



87



88



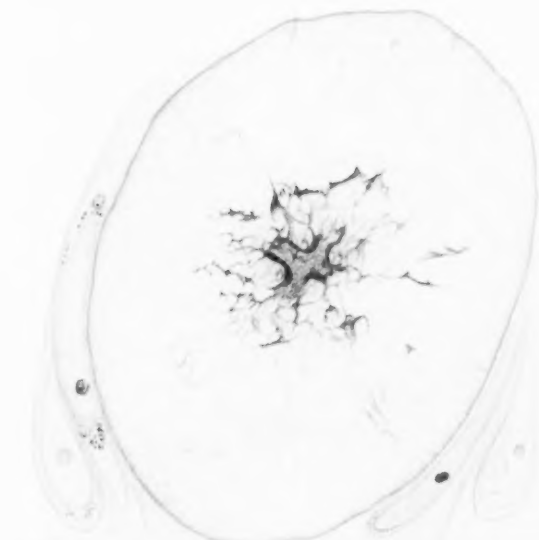
90



89

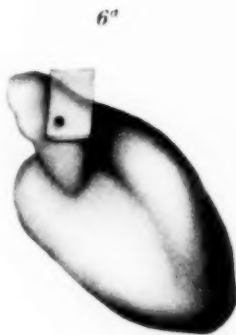
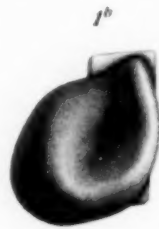


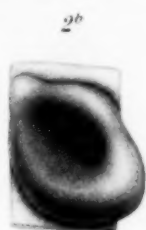
92

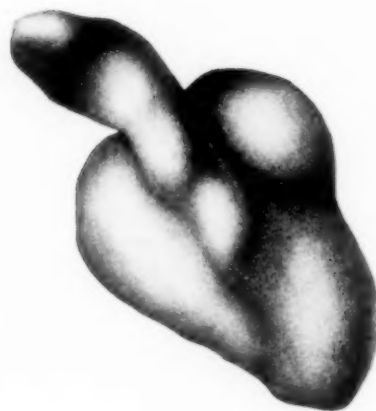
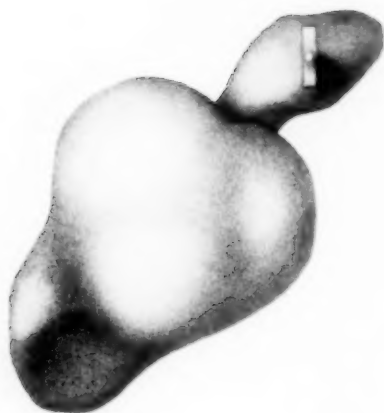


91

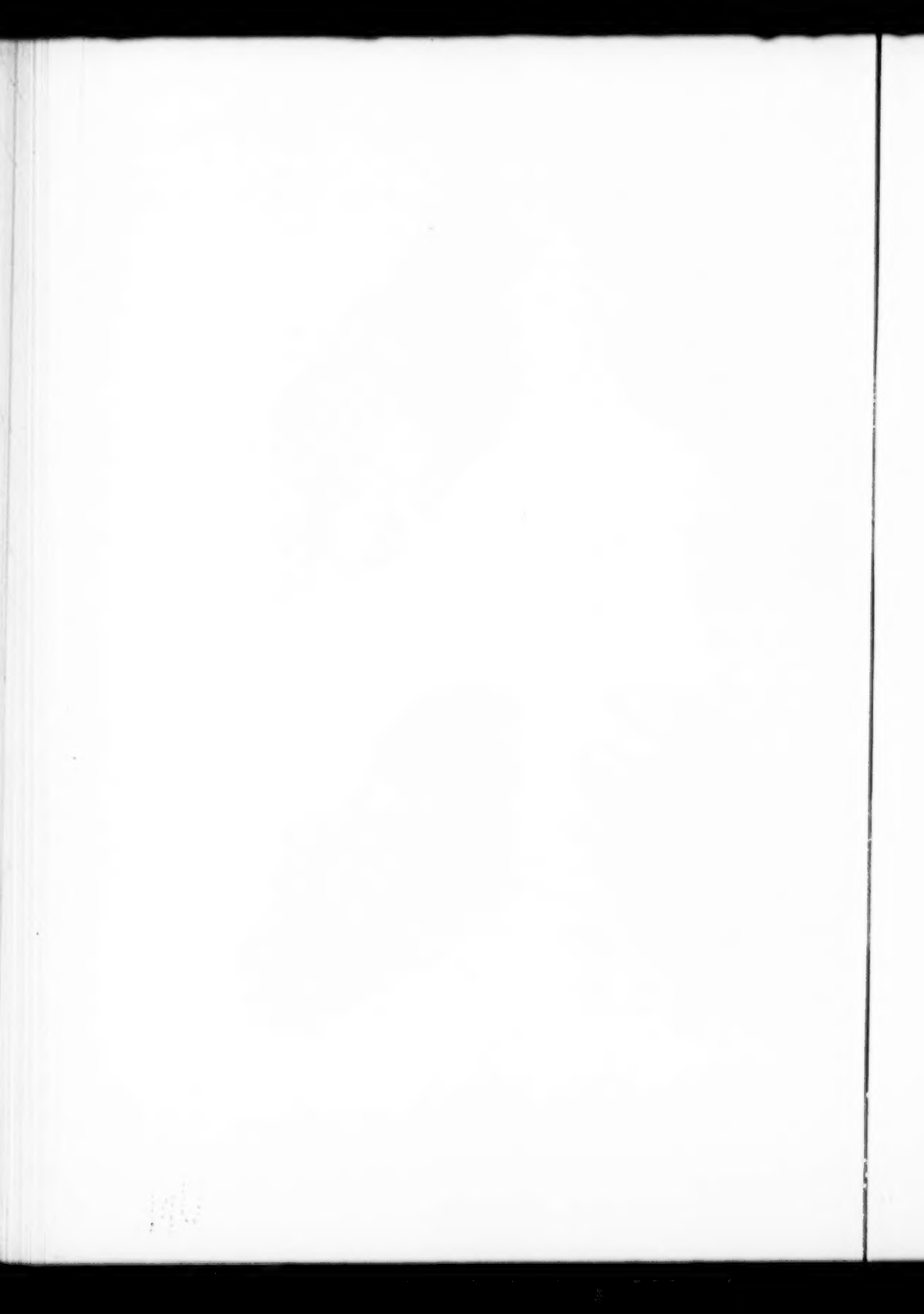


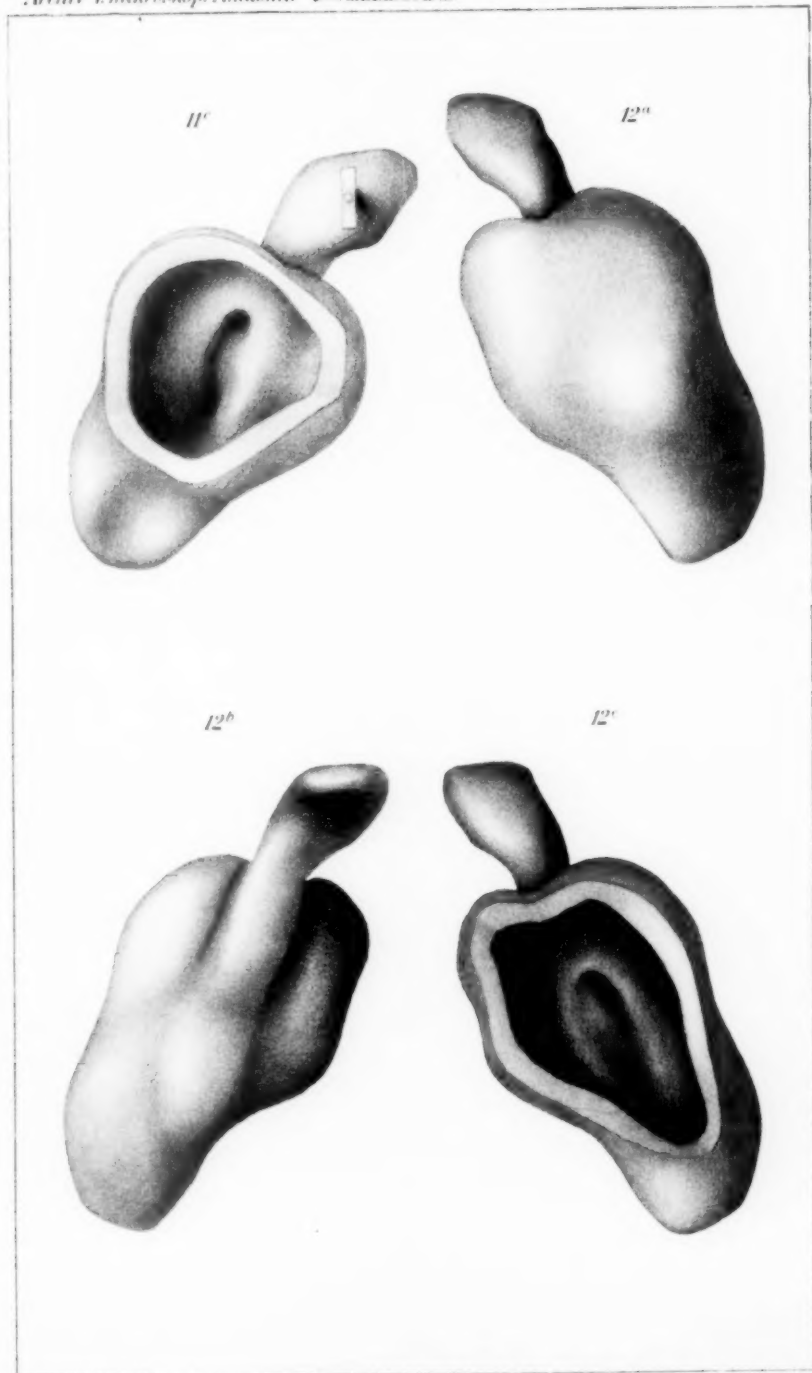


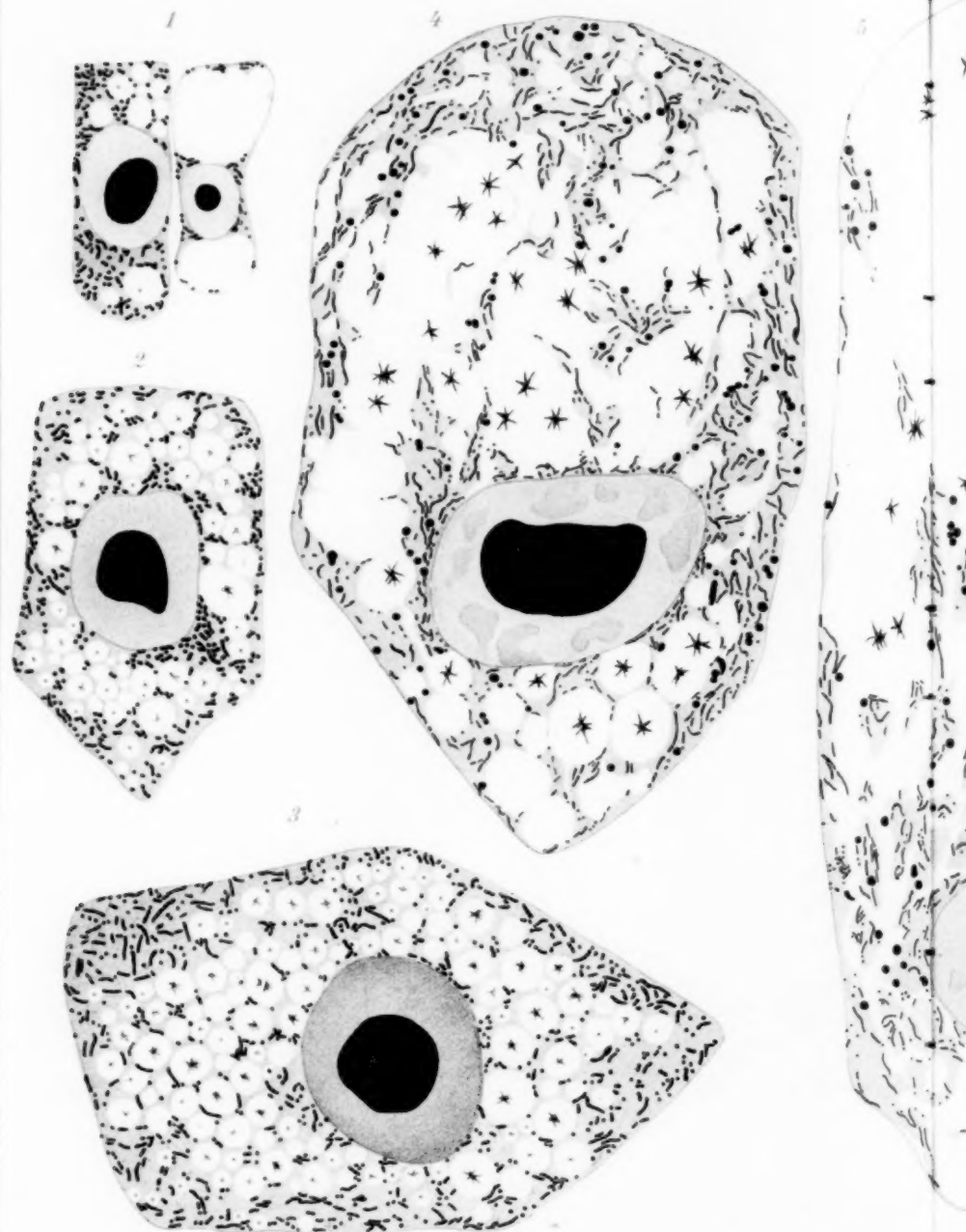




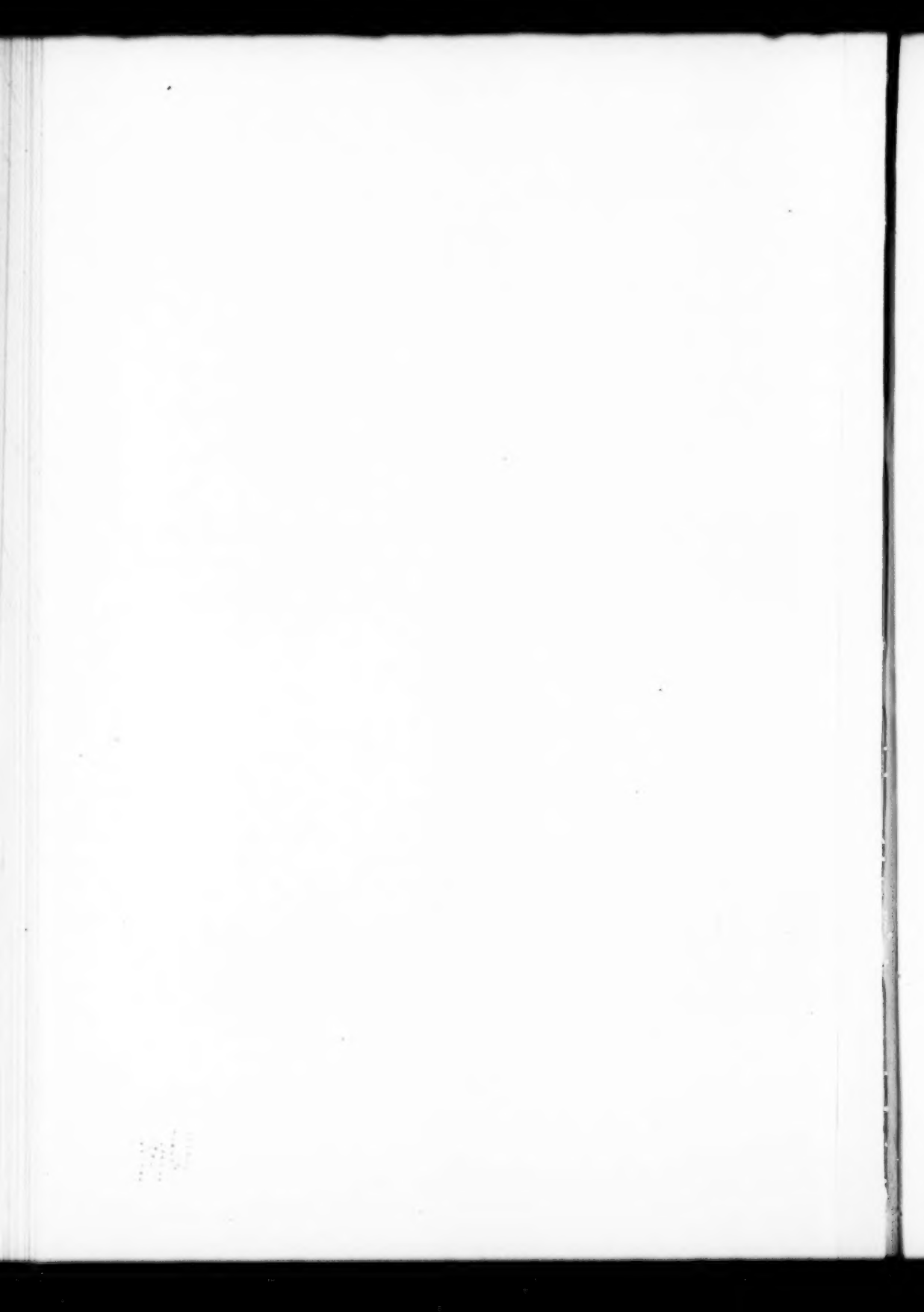


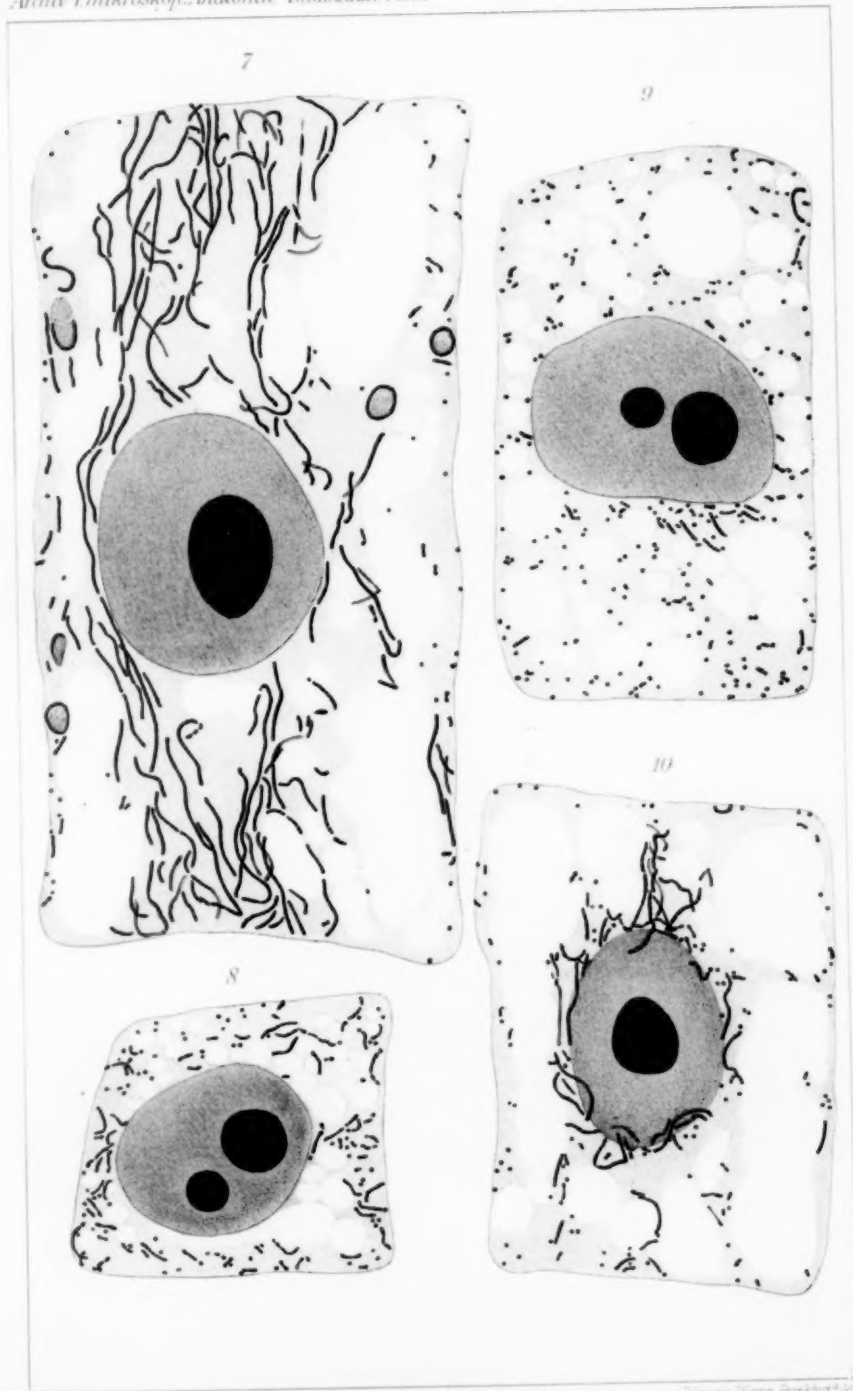


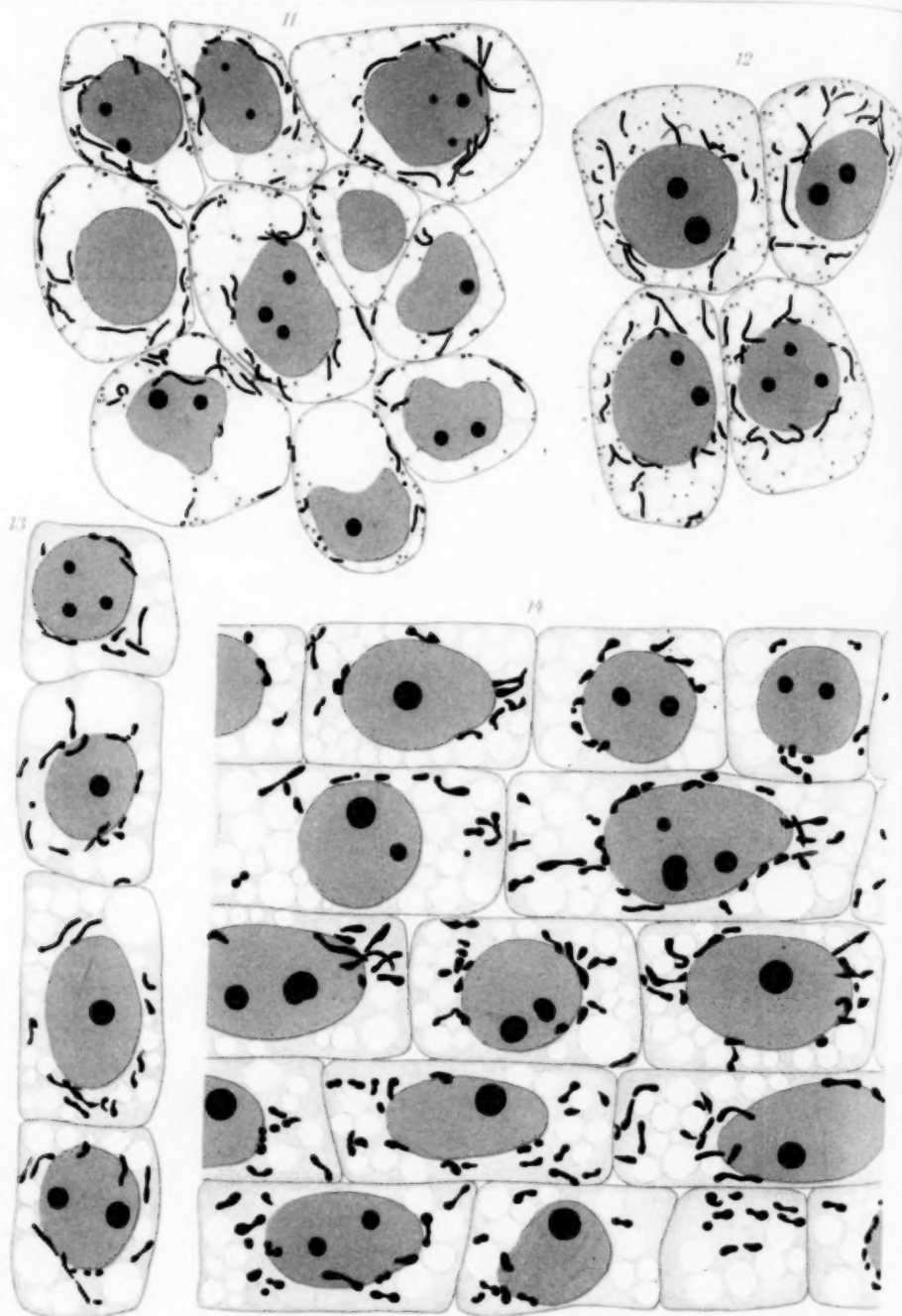


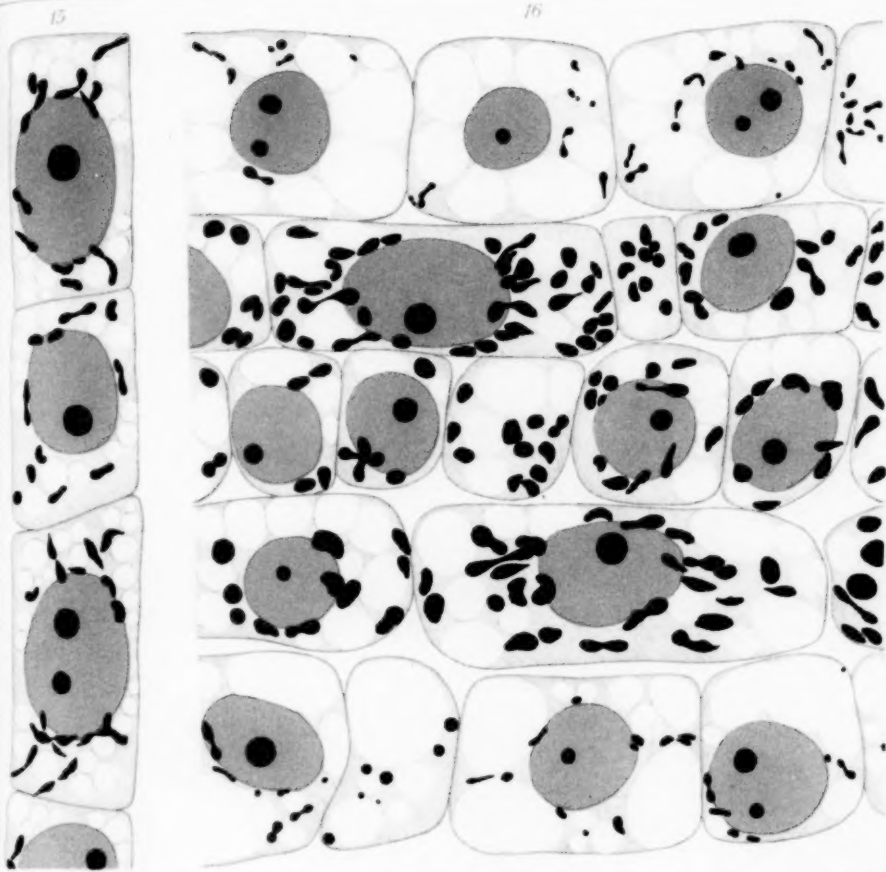








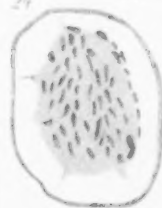
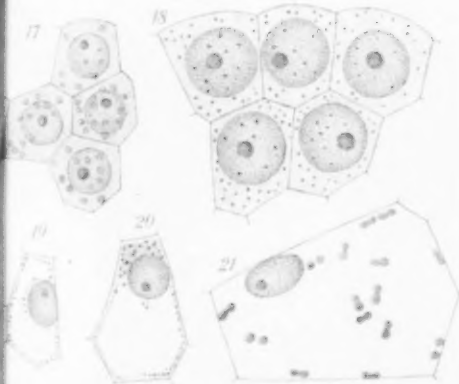




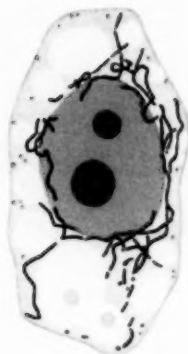
Nach Schimper

Nach A. Meyer

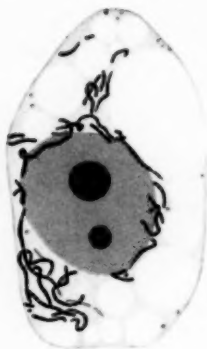
Nach Miksch



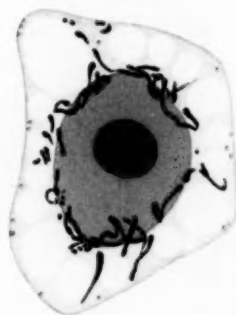
27



28



29



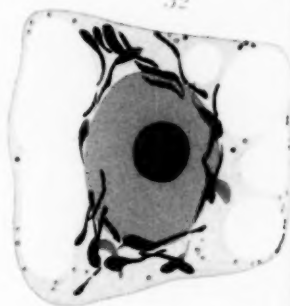
30



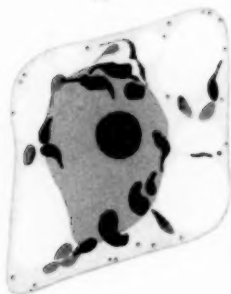
31



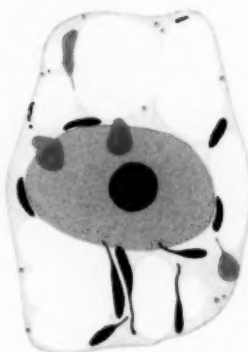
32



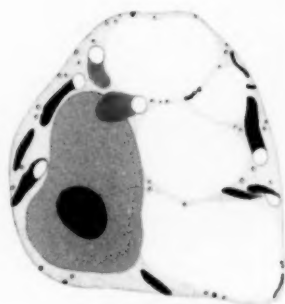
33



34



35



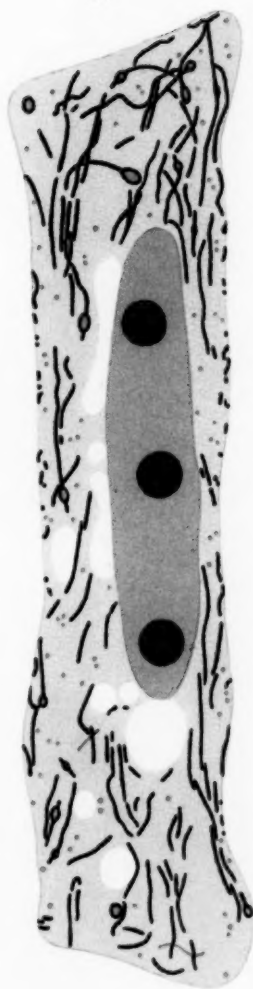
36



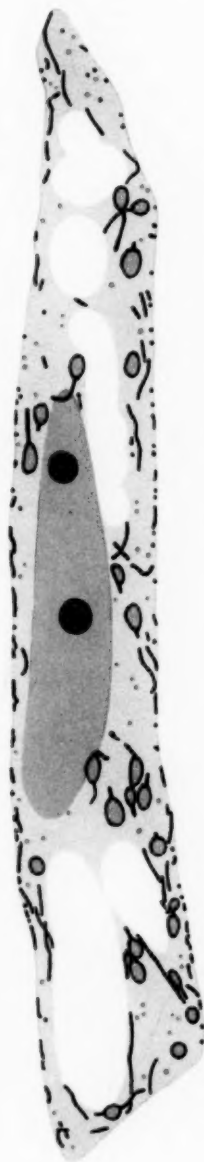
37



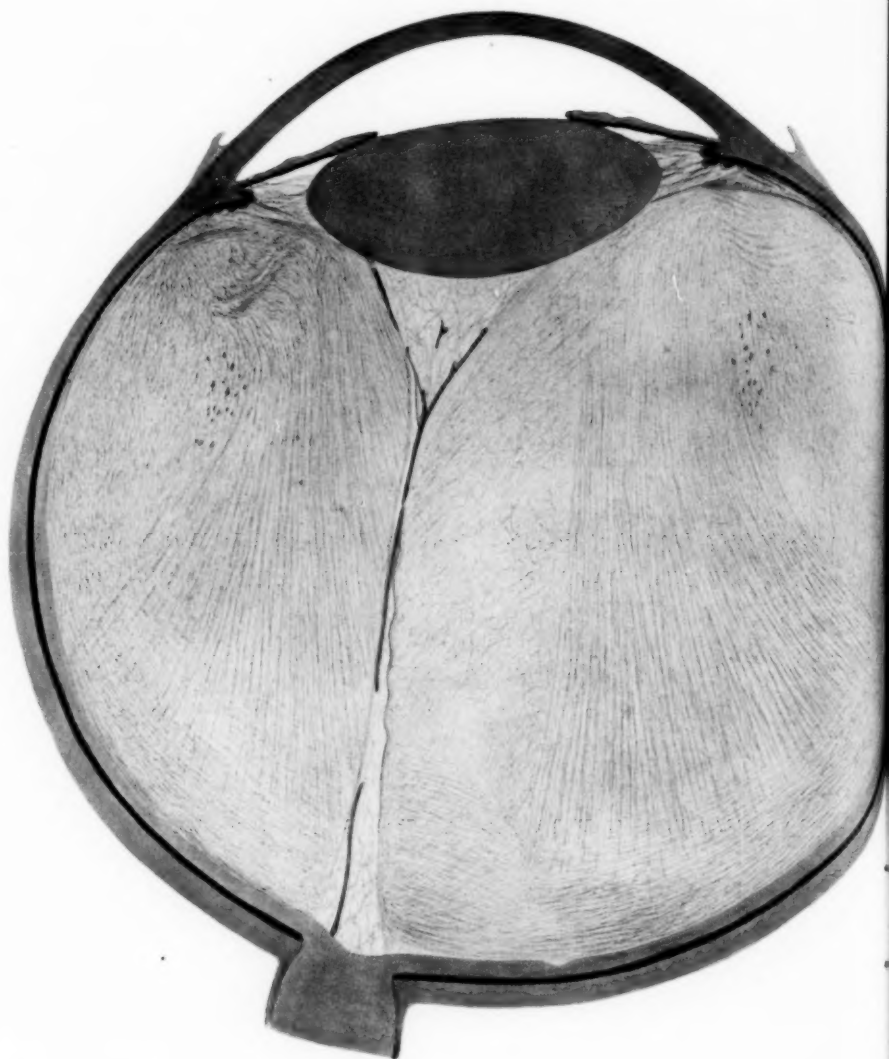
38



39



1



3



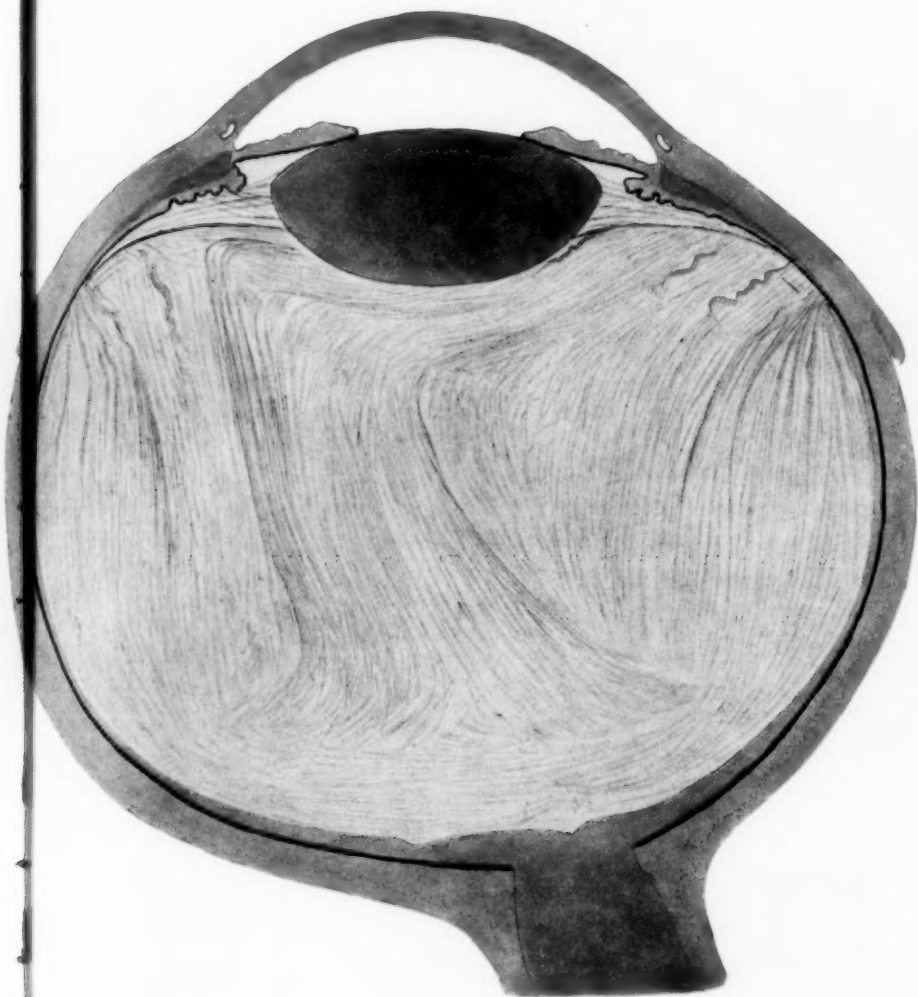
2





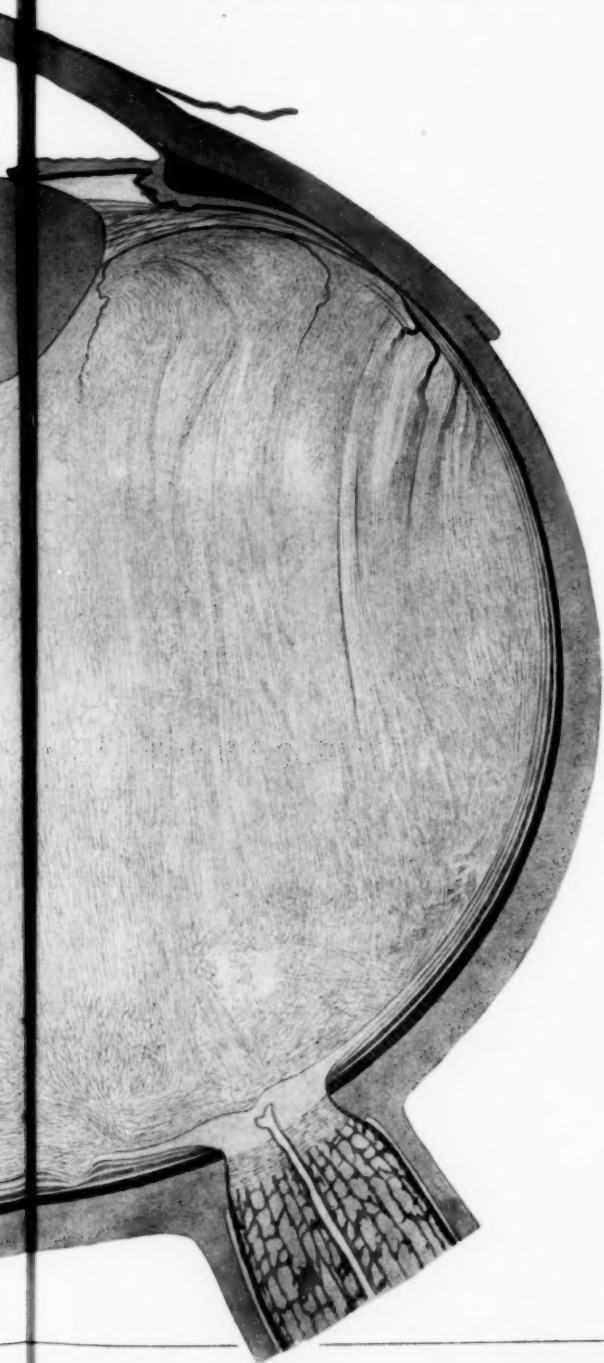


5



6

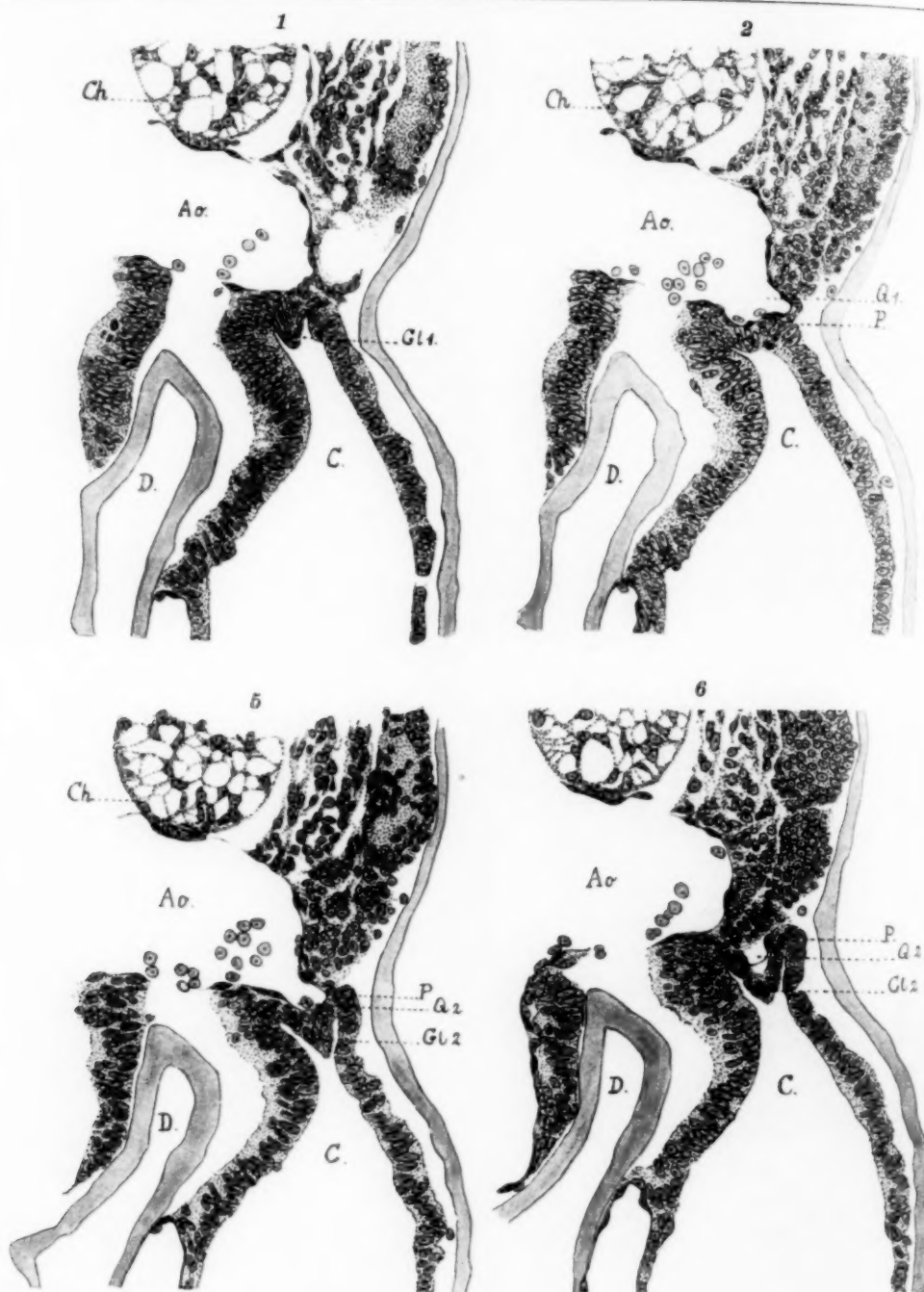




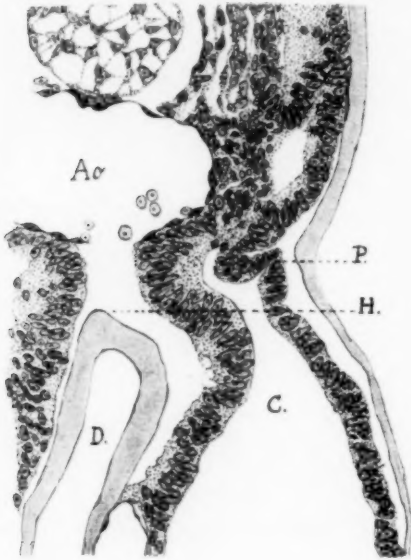
7



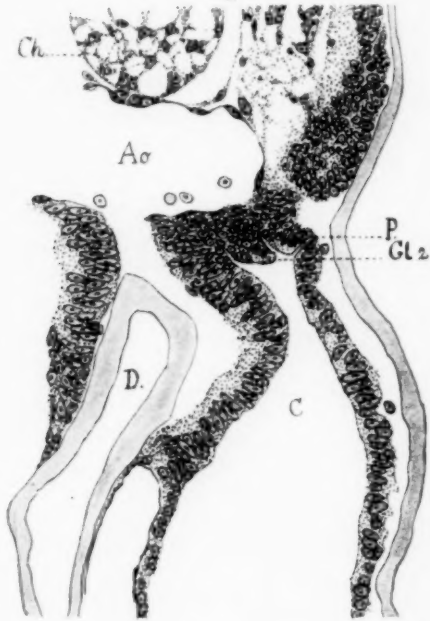




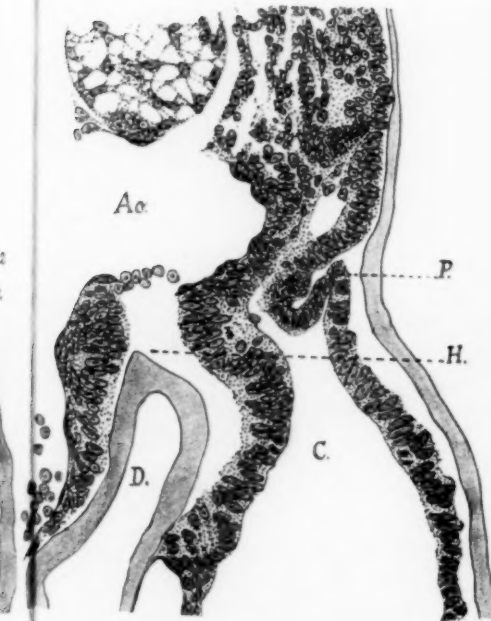
3



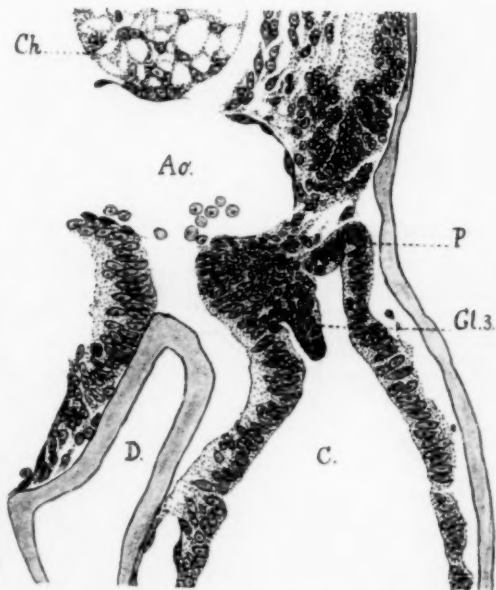
4

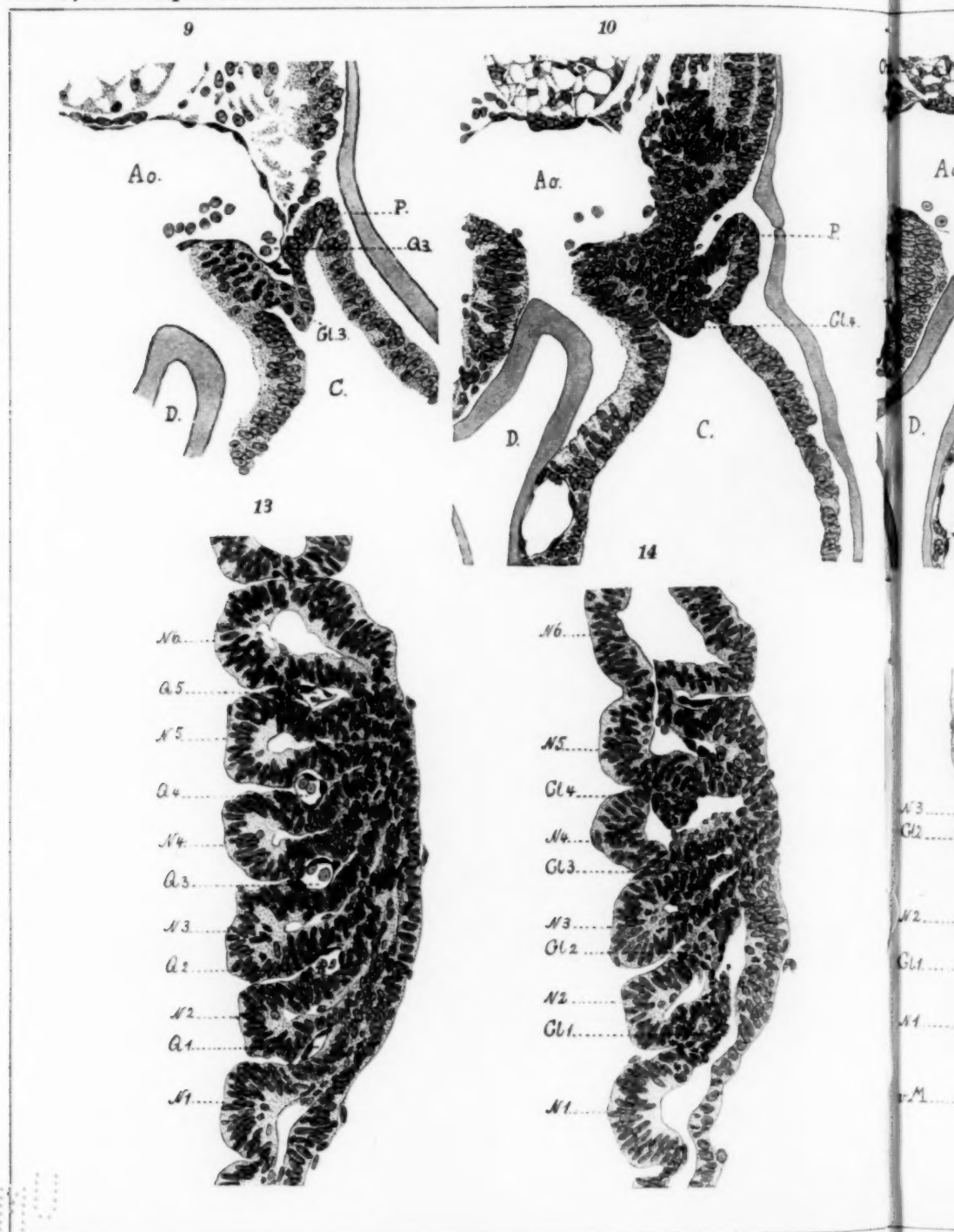


7

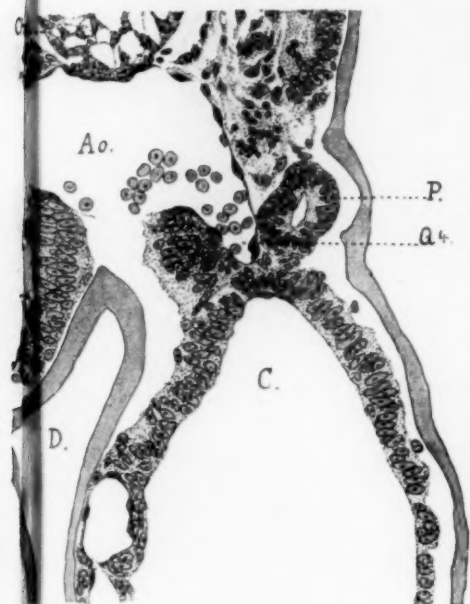


8

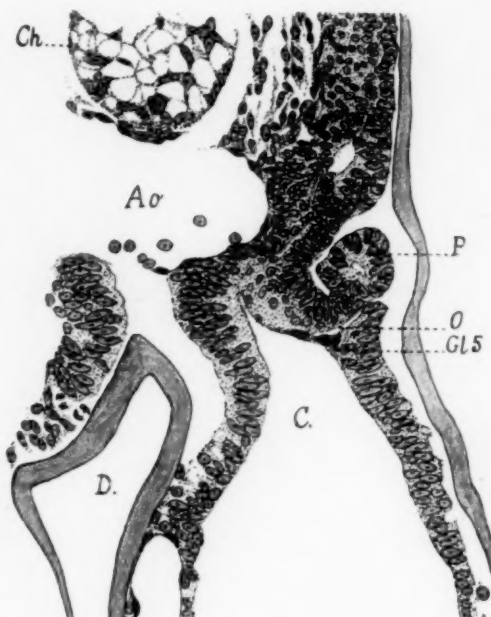




11



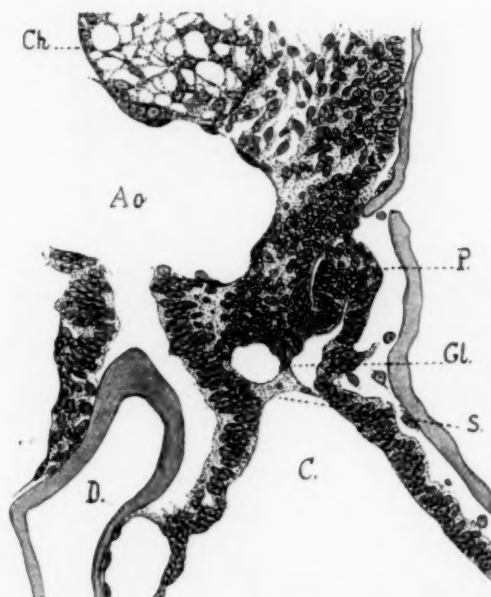
12



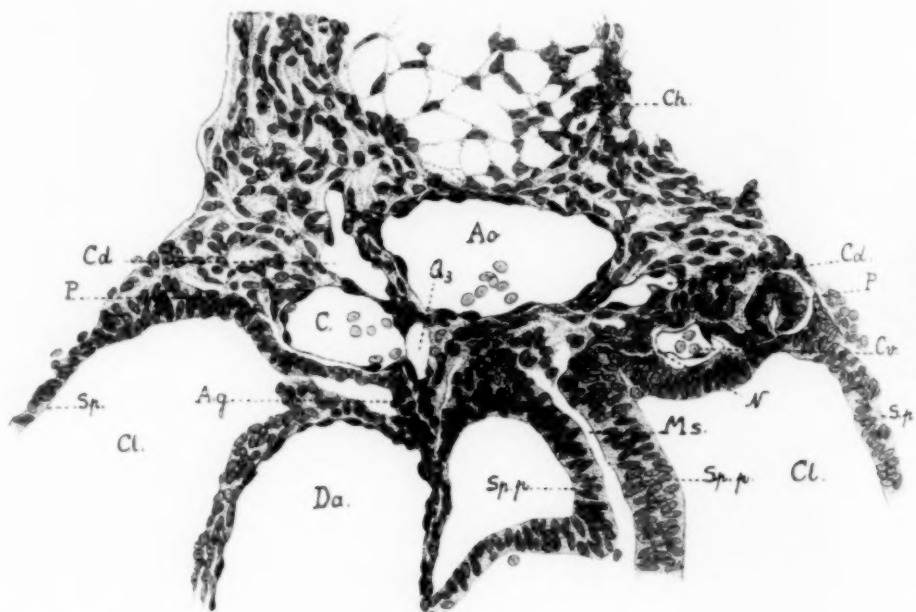
15



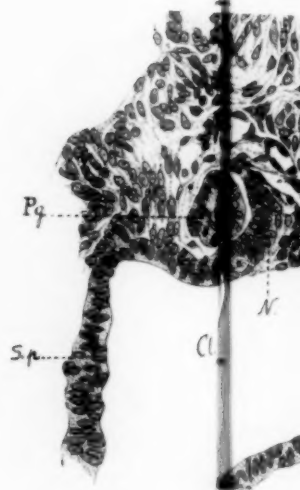
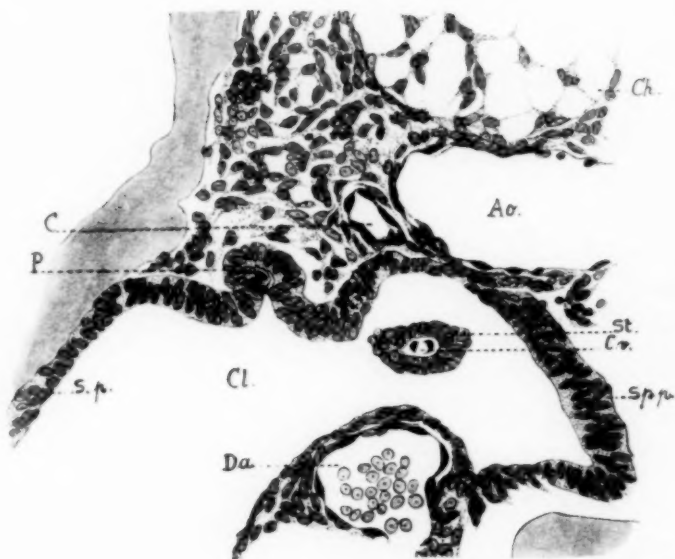
16



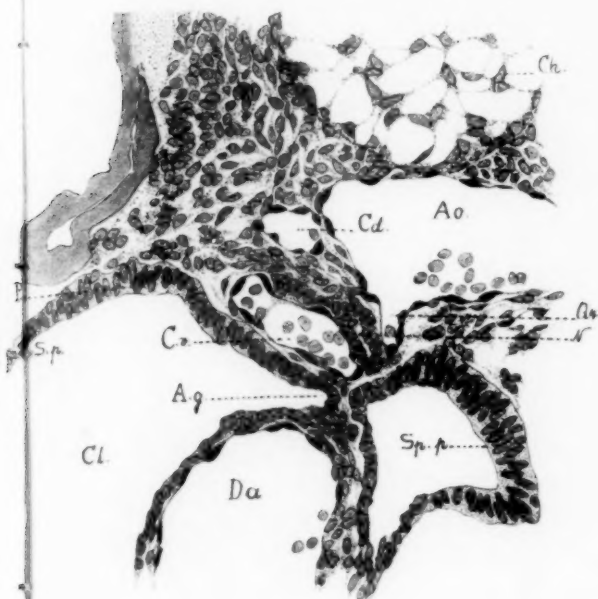
7



9



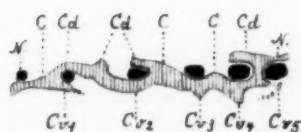
8



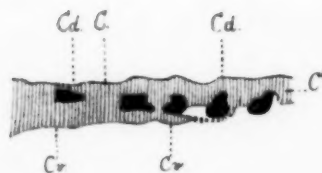
11



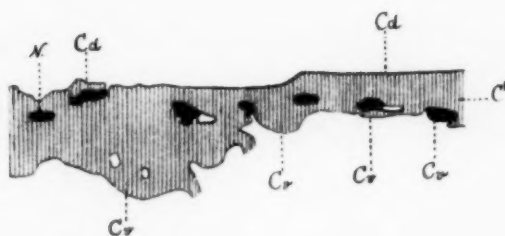
12



13

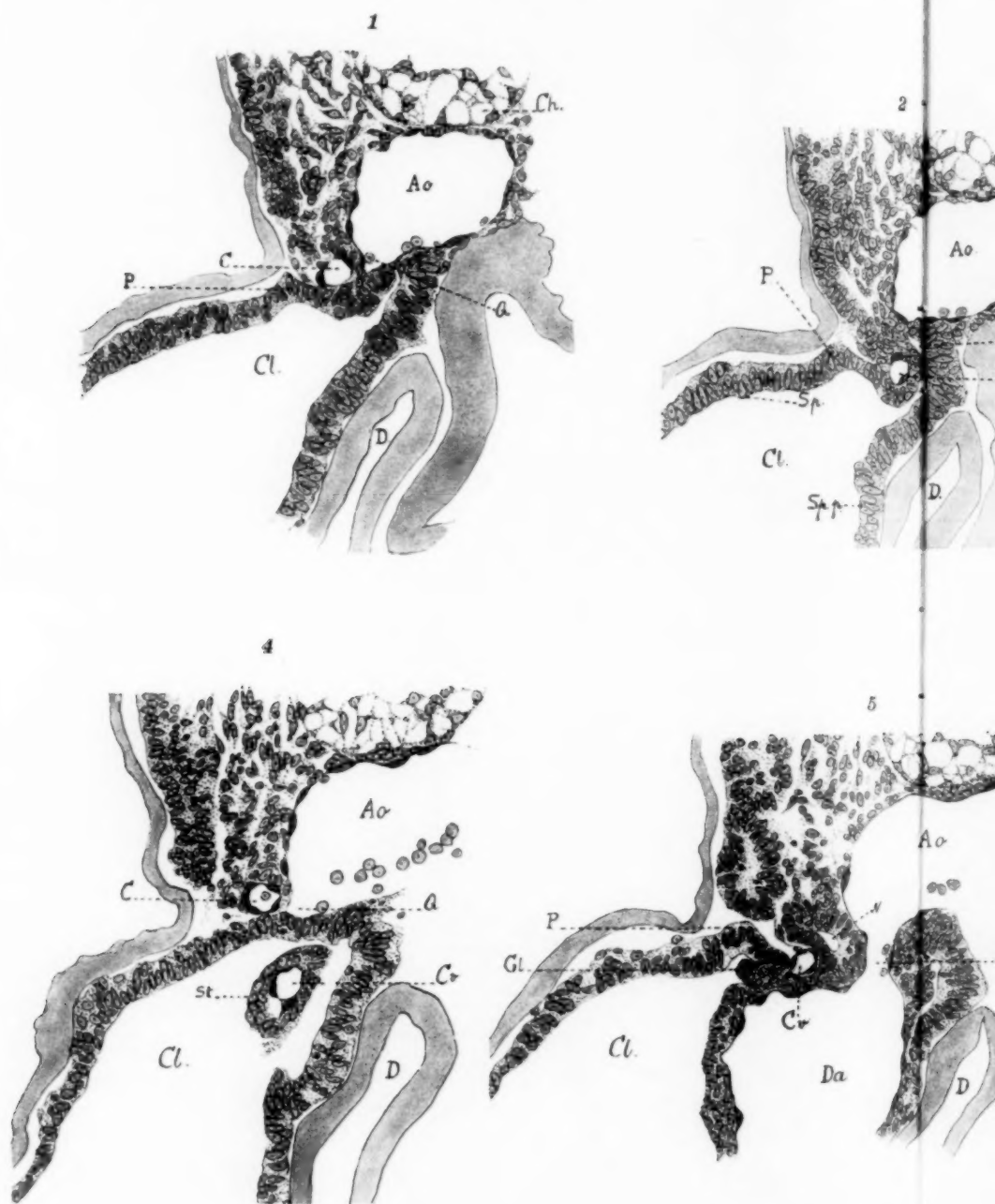


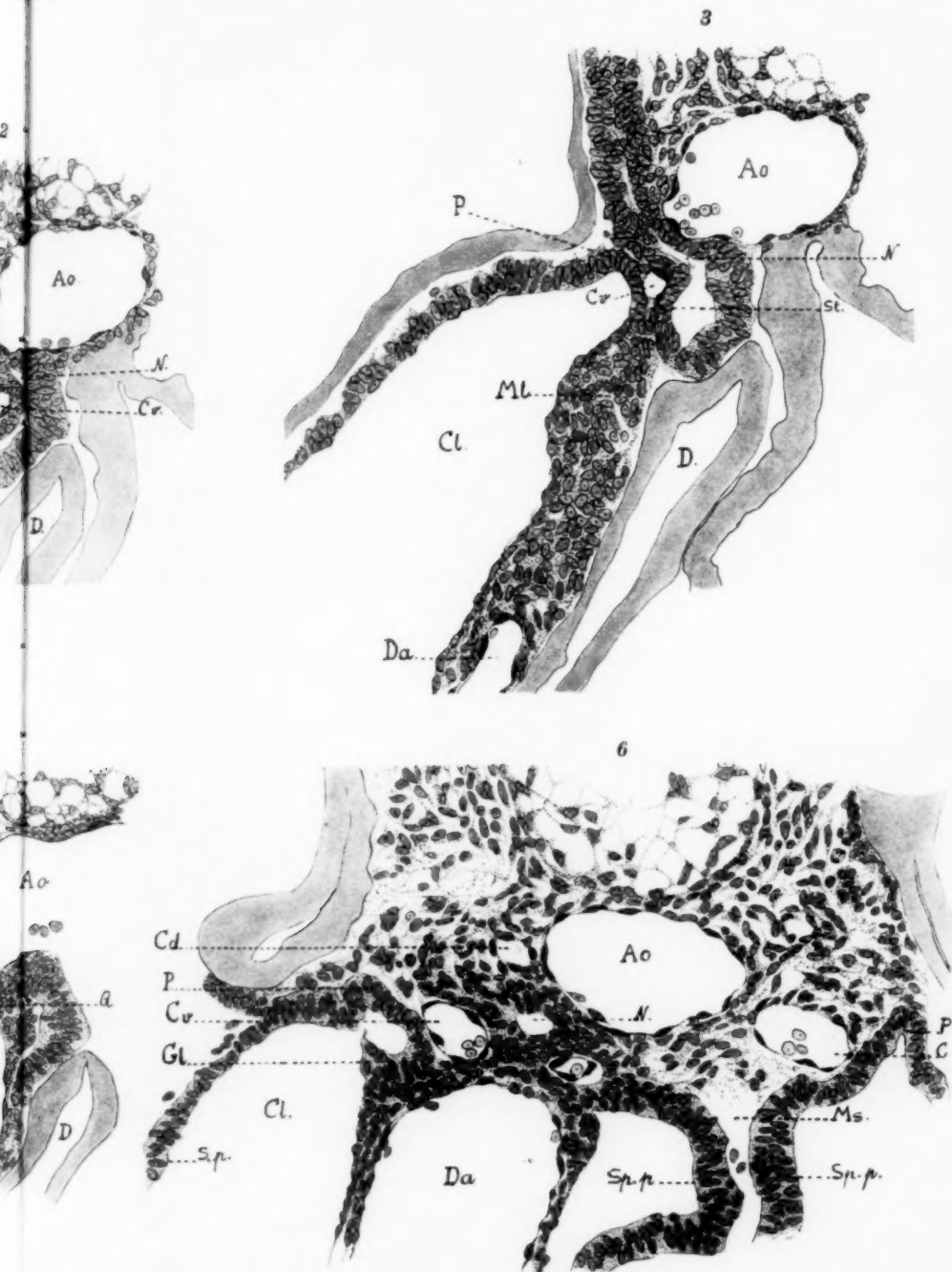
14



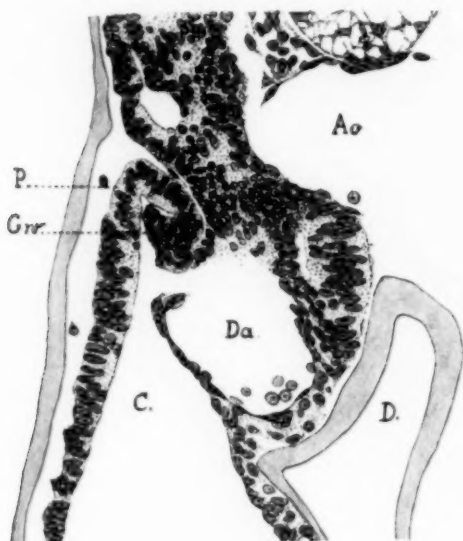
10



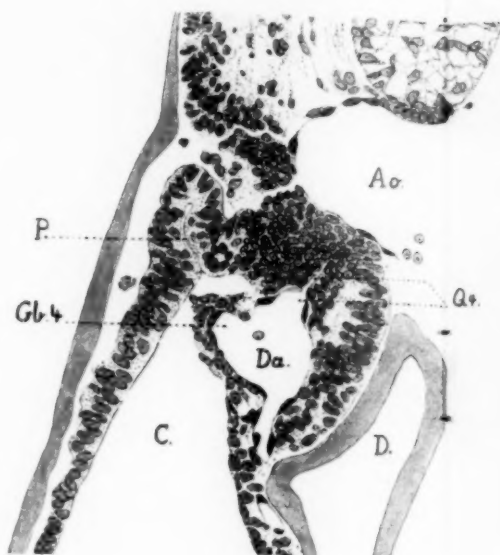




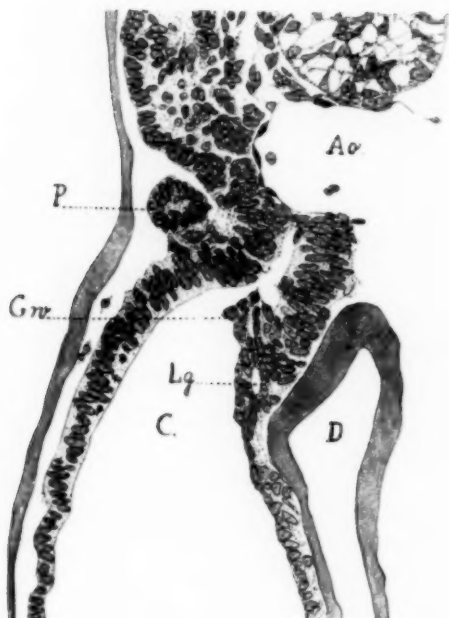
24



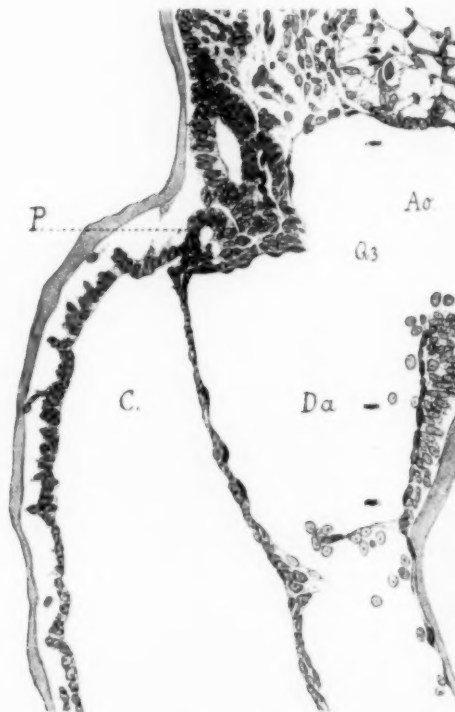
25



28

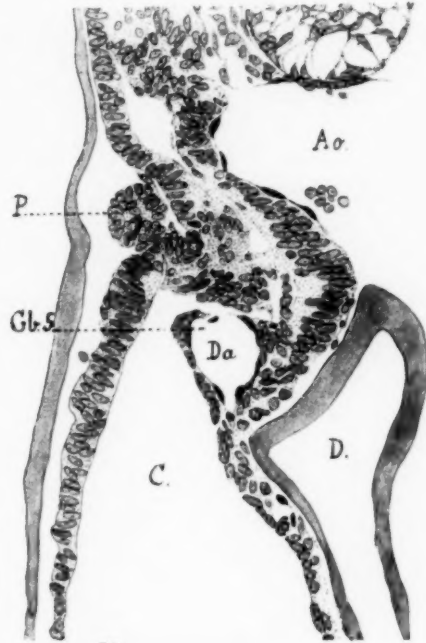
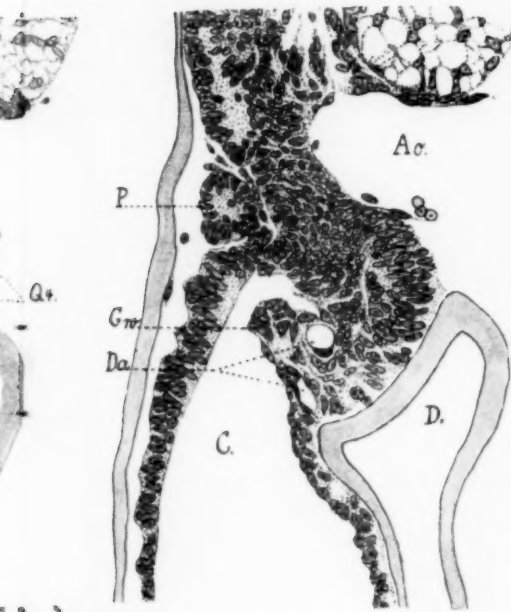


29

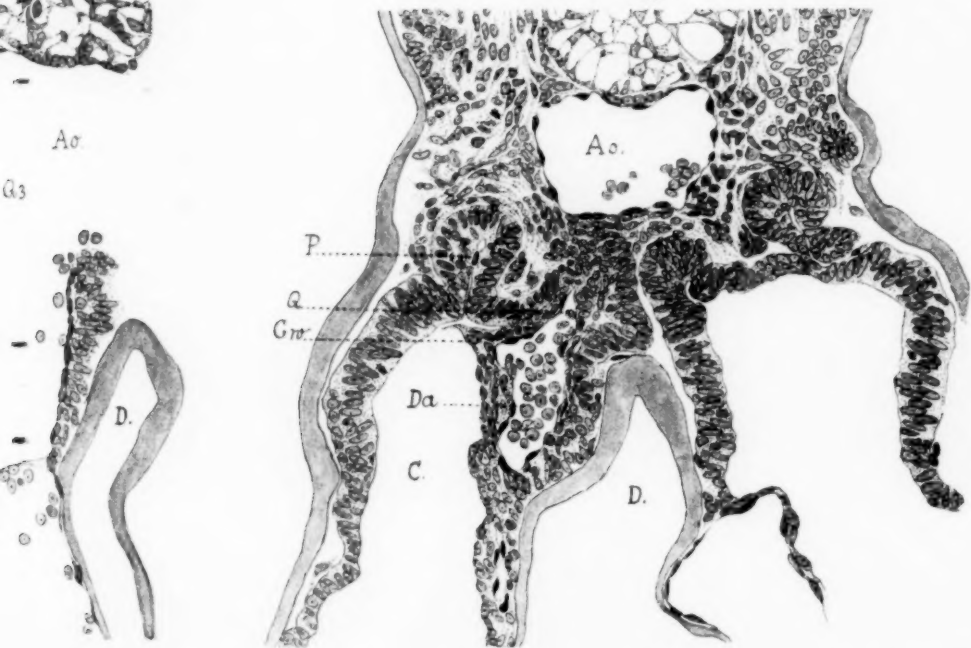


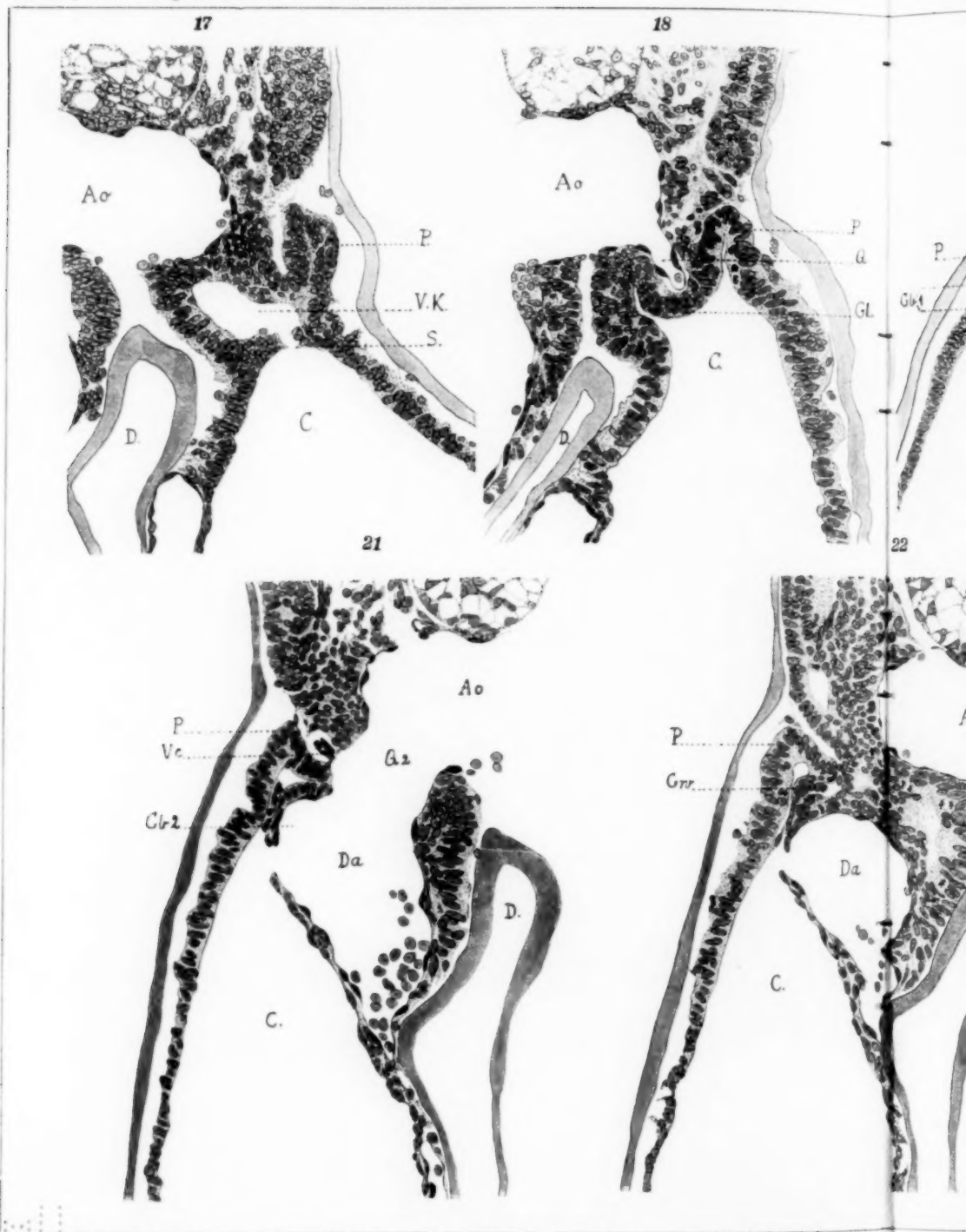
26

27

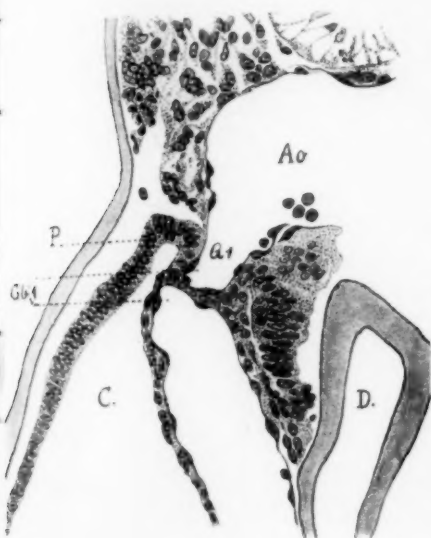


30

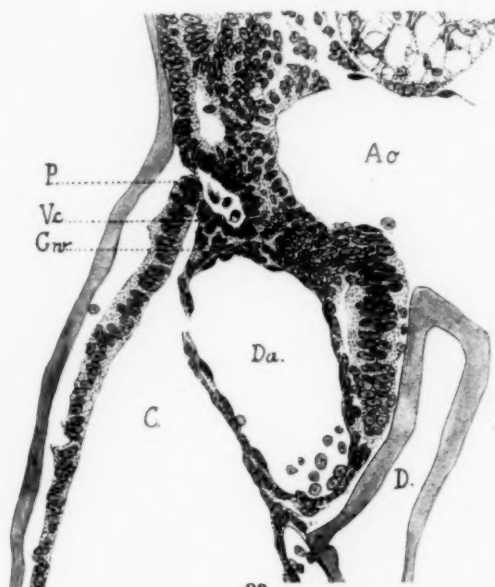




19



20



22



23

